# ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

## СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

# BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

## SÉRIE BIOLOGIQUE

## № 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1942 ★ Moscou

Printed in Soviet Union

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologiques

А. Г. ГИНЕЦИНСКИЙ

# НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ УСЛОВИЯХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ СРОДСТВО ГЕМОГЛОБИНА К КИСЛОРОДУ

Физиологическая лаборатория Ленинградского педиатрического медицинского института

Поступила 2.II.1942

Среди успехов физиологической науки текущего столетия видное место занимают исследования кислородсвязующих свойств гемоглобина. В ряде работ Barcroft, которым по справедливости принадлежит наименование классических, были охарактеризованы и свойства самого транспортирующего кислород пигмента и условия, определяющие кинетику реакции между Hb и $O_2$. Как хорошо известно, этими условиями, в первую очередь, являются температура, pH и ионный состав среды. Значительно менее ясен вопрос о значении, которое имеет концентрация пигмента в растворе. Известно лишь, что кривая диссоциации сильно концентрированных растворов более отличается от прямоугольной гиперболы, чем кривая растворов разведенных.

Начиная с 1932 г. в поле внимания исследователей вовлекается гемоглобин эмбриональной крови. При изучении транспорта кислорода в эмбриональном периоде было установлено, что кривая диссоциации гемоглобина плода сдвинута влево по отношению к кривой взрослого организма, т. е. сродство к кислороду эмбрионального гемоглобина выше. Этот факт был впервые установлен Barcroft при исследовании коз, а затем различными исследователями описан для других животных, а также и для человека.[1] Изучая особенности гемоглобина человеческого плода, мы столкнулись с фактическим материалом, который позволяет утверждать, что, помимо известных до сих пор условий, определяющих сродство гемоглобина к кислороду, важное значение имеет, повидимому, и самая концентрация пигмента.

Кривые диссоциации оксигемоглобина для крови плода и для крови матери были получены на человеческом материале в нашей лаборатории Лейбсон, Лихницкой и Заксом. Кривые, ранее полученные Barcroft для крови коз и другими исследователями для крови лягушек, кур, кроликов и коров, принципиально не отличаются от кривой для крови человека. Во всех случаях сродство к кислороду гемоглобина эмбриональной крови оказывается выше, чем гемоглобина крови взрослого животного. Однако такое совпадение результатов исследований, произведенных над человеком и животными, сохраняется лишь до тех пор, пока гемоглобин исследуется в естественных условиях, будучи заключенным в эритроцитах. Если же кровь подвергнуть гемолизу и сравнивать кислородсвязующие свойства растворов гемоглобина в плазме у матери и у плода,

[1] Литературу вопроса см. в статье А. Гинецинского. Усп. соврем. биологии, V, 1936.

то результаты, полученные для животных и человека, резко отличаются. Всеми исследователями, изучавшими свойства растворов гемоглобина животных, было установлено, что гемолиз не вносит ничего нового в соотношение между кривыми диссоциации. При этом происходит обычный сдвиг влево обеих кривых, но эмбриональный гемоглобин попрежнему обнаруживает более высокое сродство к кислороду.

В случае же крови человека отношения складываются иначе. Соответствующие данные были получены Haurowitz, спектроскопически исследовавшим процент насыщения очень разведенной крови матери и плода при одинаковом парциальном напряжении кислорода. Как и другие авторы, Haurowitz нашел, что процент насыщения эмбриональной крови выше. Затем кровь подвергалась гемолизу, и после этого отношения извращались. Теперь больший процент насыщения обнаруживала кровь матери. Отсюда Haurowitz сделал вывод, что в случае человека более высокое сродство к кислороду эмбриональной крови определяется не свойствами самого гемоглобина, но какими-то ближе не известными условиями, связанными с особенностями эмбриональных эритроцитов. Такое заключение находится, однако, в противоречии со всем материалом, полученным из крови животных. В этом случае было показано, что не только гемолизированная кровь плода, но и диализированные растворы эмбрионального гемоглобина обладают большим сродством к кислороду, и, следовательно, это высокое сродство обусловлено особенностями самого пигмента.

Мы считали мало вероятным, чтобы условия, определяющие транспорт кислорода в эмбриональном периоде, были принципиально различными для человека и других млекопитающих. Поэтому Закс и Лихницкая подвергли этот вопрос специальному исследованию. Прежде всего мы попытались воспроизвести феномен, описанный Haurowitz не в условиях спектроскопического анализа в сильно разведенной крови, но в крови при нормальном содержании эритроцитов, путем обычного газового анализа. При этом оказалось, что извращение отношений, возникающее после гемолиза, имеет место и при этих условиях. Данные типичного опыта, иллюстрирующие это явление, приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Эритроциты в плазме

| | Процент насыщения цельной крови | То же гемолизированной крови при 27 мм $O_2$ |
|---|---|---|
| Мать . . . . . . . . | 65.6 | 84.0 |
| Плод . . . . . . . . | 72.6 | 78.2 |

Оценивая этот удивительный факт, мы обратили внимание на различные следствия, которые влечет за собой гемолиз крови плода человека и животных. Для исследования эмбрионального гемоглобина человека как мы, так и Haurowitz пользовались кровью, полученной из плаценты непосредственно вслед за актом родов. Следовательно, мы изучали кровь новорожденного младенца.

Известно, что содержание эритроцитов у новорожденного младенца значительно выше, чем у взрослого человека. Поэтому когда кровь подвергается гемолизу, то количество гемоглобина, поступающего в плаз-

му, у плода будет выше, чем у матери. В результате концентрация гемоглобина в лаковой крови плода будет выше, чем в крови матери. У животных же, подвергавшихся соответствующим исследованиям, отношения были иными. У новорожденных животных количество эритроцитов в крови меньше, чем у матери, и соответственно этому концентрация гемоглобина в гемолизированной крови оказывается выше не у плода, а у матери.

Учитывая это обстоятельство, мы решили испытать, какое значение для сродства к кислороду имеет концентрация гемоглобина. Соответствующие исследования доказали, что влияние концентрации весьма велико. Чем концентрированнее раствор, тем меньше будет процент насыщения гемоглобина при данном напряжении $O_2$. Эти данные позволили полностью объяснить «аномалию», описанную Haurowitz для крови человека. У человека, так же как и у животных, особенности транспорта кислорода в эмбриональном периоде определяются свойствами гемоглобина плода, а не его эритроцитов. В этом легко убедиться, если произвести сравнение гемолизированной крови матери и плода при выравненных концентрациях гемоглобина.

Для этой цели кровь матери и плода была подвергнута одинаковой обработке, включающей в себя следующие этапы. Кровь подвергалась центрифугированию, плазма отсасывалась и заменялась фосфатным буферным раствором при $pH = 7.3$. После повторного отмывания в опыт поступала взвесь эритроцитов в фосфатном буфере, и, следовательно, все последующие определения производились при постоянном pH. Кровь делилась на несколько порций. Одни из порций подвергались сгущению путем центрифугирования и отсасывания части жидкости. К другим порциям, наоборот, буферная жидкость прибавлялась в избытке. Затем все порции подвергались гемолизу путем прибавления небольших количеств сапонина. В результате получалось несколько растворов гемоглобина убывающей концентрации. Затем каждая из порций приводилась в равновесие с газовой смесью при строго одинаковом парциальном напряжении кислорода, и определялся процент насыщения гемоглобина. На основании данных такого эксперимента можно было построить кривые зависимости процента насыщения при данном $pO_2$ от концентрации гемоглобина для плода и для матери, а следовательно можно было сравнивать свойства гемоглобинов при выравненных концентрациях.

Соответствующие данные, средние из большого числа опытов, приведены в графическом изображении на рис. 1. Кривые демонстрируют две закономерности: 1) сродство гемоглобина к кислороду убывает по мере возрастания концентрации и 2) для любой концентрации сродство к кислороду гемоглобина плода выше, чем матери. Из этих кривых ясен и механизм происхождения феномена, описанного Haurowitz. Прямоугольниками на оси абсцисс отмечены концентрации гемоглобина, встречающиеся в крови матери и новорожденного младенца. Соответствующие им прямоугольники на кривых ограничивают пределы колебаний процента насыщения гемолизированной крови матери и плода при $pO_2$, при котором производилось исследование. Средние данные обнаруживают, что процент насыщения гемолизированной крови матери выше. Однако происходит это не вследствие более высокого сродства гемоглобина матери, а просто потому, что для сравнения берутся в этом случае различные зоны кривой.

Наше объяснение феномена Haurowitz получило свое подтверждение в другой серии экспериментов, где Закс и Лихницкая исследовали влияние гемолиза на соотношения сродства к гемоглобину крови матери и

плода в различные стадии беременности. Высокое содержание эритроцитов возникает в крови плода только в последние месяцы беременности, в ранние же периоды эмбриональная кровь, наоборот, относительно бедна кровяными тельцами. Возникновение более высокой концентрации гемоглобина в лаковой крови свойственно, таким образом, более позднему периоду развития и не свойственно стадиям ранним. Соответственно этому более низкое, по сравнению с кровью матери, сродство к кислороду после гемолиза обнаруживает только кровь плода в конечные стадии беременности. Результаты же исследования крови, взятой в ранние сроки, ничем не отличаются от результатов, полученных на животных. Соответствующие данные приведены в табл. 2.

Таблица 2

| | Процент насыщения гемолизированной крови при 33 мм $O_2$ | | |
|---|---|---|---|
| | 16 недель | 30 недель | 35 недель |
| Мать . . . . . . . . . . | 71 | 72.8 | 79.9 |
| Плод . . . . . . . . . . | 79 | 91.2 | 76 |

Анализ феномена, описанного Haurowitz, привлекает внимание к вопросу о значении, которое имеет концентрация гемоглобина для его кислородсвязующих свойств. Основной факт вполне отчетливо выступил уже в исследовании Закса и Лихницкой, однако их опыты еще не решают окончательно вопроса о природе концентрационного эффекта. Нельзя еще с уверенностью говорить, что фактором, повышающим сродство гемоглобина при растворении, является уменьшение его концентрации, так как вместе с уменьшением концентрации гемоглобина происходит и уменьшение концентрации солей и других веществ, содержащихся в нормальном эритроците. Учитывая высокую зависимость кинетики реакции Hb и $O_2$ от различных условий, можно объяснить кривые, приведенные на рис. 1, и как результат изменения концентрации других сопровождающих его веществ. Этот вопрос был подвергнут дальнейшему анализу в нашей лаборатории А. А. Замковой.

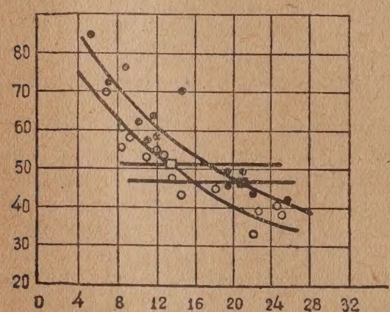



Рис. 1. Зависимость между концентрацией гемоглобина и его сродством к кислороду. Точками обозначены данные 4 экспериментов на крови плода. Кружками—тоже данные 4 экспериментов на крови матери. Прямоугольниками обозначены средние из определений, соответствующие концентрации Hb в крови. На оси абсцисс отложены концентрации Hb в г = %. На оси ординат — % насыщения при $pO_2 = 17$ мм и pH = 7.38

Гемолизированная кровь в опытах Замковой подвергалась электродиализу. Следуя этому методу, кровь энергично центрифугировали, повторно промывая эритроциты 1%-ным раствором NaCl. В конечном итоге максимально сгущенная взвесь эритроцитов помещалась в камеру, отделанную с боков коллодиевой мембраной. С обеих сторон мембрана соприкасалась с дистиллированной водой, в которую были

погружены электроды постоянного тока. Через 5—6 час. пропускания постоянного тока силой около 8—100 мА диализ заканчивался. Полученный раствор гемоглобина был свободен от солей, поскольку электропроводность раствора соответствовала электропроводности дестиллированной воды. Вместе с тем гемоглобин в процессе диализа не подвергался денатурации, о чем можно было судить и по его оптическим свойствам, а главное по тому, что кислородная емкость полученного раствора почти не отличалась от исходной емкости взвеси эритроцитов.

Оказалось, что значение концентрации для сродства гемоглобина к кислороду полностью сохраняется и после полного освобождения от электролитов. Следовательно, наблюдаемый эффект должен быть связан с изменениями концентрации самого пигмента.

В другой серии исследований Замковой мы могли убедиться, что концентрационный эффект может быть обнаружен и без нарушения целости кровяных телец. Мы изменяли концентрацию пигмента внутри эритроцитов, помещая их в гипо- и гипертонические растворы. В гипо-

Таблица 3

Зависимость % насыщения от объема эритроцитов. Кровь кошки $pO_2$ варьирует в различных опытах, но всегда одинаково для взвеси в гипо- и гипертоническом растворах в данном эксперименте

| № опыта | Объем эритроцитов по гематокриту | % насыщения | Объем эритроцитов по гематокриту | % насыщения | Разница % насыщ. между гипо- и гипертон. раств. | Раствор, в котором взвешены эритроциты |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 33 | 91 | 23 | 73 | 18 | NaCl pH = 7.34 |
| 2 | 34 | 96 | 25 | 78 | 18 | |
| 3 | 50 | 90 | 35 | 61 | 29 | |
| 4 | 50 | 91 | 35 | 78 | 13 | |
| 5 | 61 | 90 | 41 | 71 | 19 | |
| 6 | 22 | 49 | 15 | 39 | 10 | Глюкоза pH = 7.34 |
| 7 | 21 | 29 | 14 | 19 | 10 | |
| 8 | 19 | 25 | 11 | 17 | 8 | |

тонических растворах содержание воды в эритроцитах возрастает, а концентрация пигмента уменьшается. Наоборот, в гипертонической среде эритроцит теряет воду, и концентрация гемоглобина возрастает. Во всех без исключения опытах было обнаружено, что сродство крови к кислороду возрастает при увеличении объема эритроцитов и падает при уменьшении объема (табл. 3).

При исследовании разведенных растворов гемоглобина было сделано еще одно наблюдение, истолкование которого представляет значительные затруднения. Оказалось, что по мере уменьшения концентрации гемоглобина возрастает не только его сродство к кислороду, но и количество газа, которое может связать 1 см$^3$ раствора при полном насыщении, кислородная емкость. Это изменение кислородной емкости было констатировано в опытах с кровью кролика, кошки и плода человека.

Как видно из табл. 4, кислородная емкость по мере разведения раствора гемоглобина убывает на меньшую величину, чем это можно было бы ожидать, исходя из степени разведения. Это расхождение между теоретически ожидаемой и экспериментально определенными величинами выражено не в одинаковой степени в различных опытах и на различных объектах, но в той или иной степени оно имеет место всегда. Заслуживает внимания и тот факт, что кровь плода человека отличается в этом

отношении от крови кролика и кошки. В двух последних случаях расхождение между рассчитанной и экспериментальной величинами тем значительнее, чем больше разведение. Для крови плода максимум рас-

Таблица 4

Изменение кислородной емкости диализированного гемоглобина при уменьшении концентрации

| № опыта | Степень разведения | Экспериментально определенная емкость в об. % | Рассчитанная кислородная емкость в об. % | Разница между эксперимент. и рассчитан. емкостью в % | Объект |
|---|---|---|---|---|---|
| I | Исходный раствор | 15.9 | — | — | Кролик |
| | 1 : 2 | 9.2 | 8.0 | 15 | |
| | 1 : 3 | 6.7 | 5.3 | 26.4 | |
| | 1 : 4 | 6.7 | 4.0 | 57.5 | |
| II | Исходный раствор | 10.8 | — | — | Кошка |
| | 1 : 2 | 5.8 | 5.4 | 7.4 | |
| | 1 : 3 | 4.2 | 3.6 | 15.6 | |
| | 1 : 4 | 3.2 | 2.7 | 18.6 | |
| III | Исходный раствор | 10.3 | — | — | Плод человека |
| | 1 : 2 | 6.9 | 5.2 | 32.7 | |
| | 1 : 3 | 5.4 | 3.4 | 58.8 | |
| | 1 : 4 | 3.2 | 2.6 | 23.0 | |

хождения приходится на разведение 1 : 3. При дальнейшем же разведении (1 : 4) расхождение делается меньше. В табл. 4 приведены только три типичных опыта, но и в остальных опытах, число которых достаточно велико, отношения складываются совершенно так же.

Зависимость кислородной емкости от концентрации пигмента, обнаруженная при исследовании раствора гемоглобина, выступает не менее отчетливо и при исследовании этого феномена на цельной крови. Изменение концентрации гемоглобина внутри эритроцита мы создавали, как и

Таблица 5

Изменение кислородной емкости взвеси эритроцитов в гипо- и гипертонических растворах

| № опыта | Кислородная емкость в об. % | | Разница емкости между взвесью в гипо- и гипертон. растворах в % | Объект |
|---|---|---|---|---|
| | взвесь эритроцитов в NaCl 0.6% | взвесь эритроцитов в NaCl 1.5% | | |
| 1 | 20.3 | 12.7 | 59.8 | Кровь кошки |
| 2 | 20.4 | 12.7 | 60.6 | |
| 3 | 19.4 | 12.2 | 55.7 | |
| 4 | 18.5 | 11.6 | 59.5 | |
| 5 | 19.8 | 15.1 | 31.1 | Кровь плода человека |
| 6 | 18.4 | 12.1 | 52.0 | |
| 7 | 23.6 | 18.9 | 24.9 | |
| 8 | 24.0 | 18.0 | 33.0 | |
| 9 | 21.6 | 19.3 | 11.9 | |

в описанных выше опытах, помещая взвесь эритроцитов в гипо- и гипертонические растворы. Полученные данные приводятся в табл. 5.

Данные, свидетельствующие о том, что при помещении эритроцитов в гипертонический раствор кислородная емкость взвеси резко уменьшается, вполне совпадают с результатами, полученными при разведении раствором диализированного гемоглобина. Результаты этой серии опытов важны еще и в том отношении, что здесь мы имели дело со значительными кислородными емкостями и, следовательно, были в большей мере гарантированы от погрешностей, связанных с ошибкой определения, относительное значение которой возрастает по мере уменьшения абсолютной величины емкости при разведении растворов гемоглобина.

Изложенные данные приводят к заключению, что концентрация гемоглобина выступает как весьма существенный фактор, определяющий кинетику реакции гемоглобина с кислородом. Этот фактор необходимо учитывать при характеристике кислородсвязующих свойств крови, для того чтобы избежать ошибочных выводов, как это имело место, например, в случае оценки условий транспорта кислорода в эмбриональной крови человека, сделанной Haurowitz.

Тот факт, что экспериментальное изменение концентрации гемоглобина внутри эритроцита изменяет и сродство крови к кислороду и ее кислородную емкость, дает новый материал для суждения о свойствах крови при различных формах анемии. Как видно из табл.5, при том же самом содержании гемоглобина 1 см³ крови при полном насыщении может связывать и 20 об. % и 12 об. % кислорода, т. е. количество связываемого данным количеством крови кислорода может быть экспериментально изменено почти в 2 раза. Отсюда следует, что при равной степени анемии транспорт кислорода при гипохромных формах может быть поражен в значительно меньшей степени, чем при формах гиперхромных.

В настоящее время мы не располагаем экспериментальными данными, которые позволили бы высказать определенную точку зрения о механизме влияния, оказываемого концентрацией гемоглобина на его кислородсвязующие свойства. В особенности затруднительным оказывается истолкование феномена возрастания кислородной емкости по мере уменьшения концентрации пигмента. Это наблюдение оказывается в противоречии с основной закономерностью, согласно которой гемоглобин на единицу содержащегося в нем железа связывает определенное количество кислорода. Как будет разъяснено это непонятное противоречие, должны показать дальнейшие исследования.

---

ЛИТЕРАТУРА

Закс П. П. и Лихницкая. Бюлл. экон. биол. и мед., 5, 1938.
Barcroft. J. Physiol., 80, 388, 1934.
Haurowitz. Ztschr. physiol. Chem., 232, 125, 1935.
Leibson R. G., Lichnitzkaja u. Sax. J. Physiol., 87, 98, 1936.

---

A. G. GINEZINSKY. NEW DATA ON THE CONDITIONS CONTROLLING THF AFFINITY OF HAEMOGLOBINE WITH RESPECT TO OXYGEN

SUMMARY

The data reported show that the concentration of haemoglobin is a very essential factor controlling the kinetic of the reaction of haemoglobin with oxygen. This factor should be taken into account when chara-

cterizing the oxygen binding properties of blood to avoid erroneous conclusions, as it happened, e. g. to Haurowitz in his study of the conditions of oxygen transport in the embryonic blood of man.

The fact that experimental changes ot the haemoglobin content within an erythrocyte are followed by variations in the affinity of blood to oxygen and in its oxygen capacity, yields new data to evaluate the properties of blood in various forms of anaemia. As seen from table 5, 1 $cm^3$ of blood, when fully saturated, can bind both 20 and 12 per cent of oxygen, the haemoglobin content being the same in both cases. It means that the amount of oxygen that can be bound by a given amount of blood may be experimentally doubled or inversely. Hence the degree of anaemia being the same, in hypochromic forms the transport of oxygen can be affected to a considerably smaller extent than in hyperchromic forms.

At the present time we lack experimental data that would permit of definite judgement as to the mechanism of the influence produced by the concentration of haemoglobin upon its oxygenbinding properties. The greatest difficulty is met with when interpreting the phenomenon of oxygen capacity as increasing with the decrease in pigment concentration. This fact proves to be in disagreement with the fundamental regularity according to which haemoglobin is apt to bind a definite amount of oxygen per unit of Fe contained in the former. Investigations that are in progress have to throw light upon this perplexing disaccord.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologiques

З. И. БАРБАШЕВА и А. Г. ГИНЕЦИНСКИЙ

# ОСОБЕННОСТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ВЫСОТЕ У ГИССАРСКИХ ОВЕЦ

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова (директор — акад. Л. А. Орбели) Академии Наук СССР, Ленинград

Поступила 2.II.1942

Летом 1939 г. Физиологическим институтом им. акад. И. П. Павлова была организована экспедиция на Гиссарский хребет Таджикистана с целью исследования реакции овец на понижение парциального давления кислорода.

Это исследование имело непосредственное практическое значение для одного частного вопроса в проблеме улучшения овец Таджикистана, вместе с тем результаты его представляют и теоретический интерес.

Объектом изучения являлась метизированная овца, полученная Институтом генетики Академии Наук СССР в результате скрещивания горной гиссарской курдючной овцы Таджикистана с равнинной английской овцой породы Линкольн. Скрещивание было произведено в целях улучшения качества шерсти у гиссарских овец.

Необходимость физиологического исследования реакций исходных пород и полученного метиса на понижение $pO_2$ во вдыхаемом воздухе вытекает из специфических особенностей экологии данных животных.

Гиссарские овцы, получившие свое название от Гиссарского хребта, в силу природных и климатических условий принуждены менять места летних пастбищ, проделывая большие подъемы и спуски по вертикалям в течение сравнительно коротких периодов времени. Так, весной и в начале лета они пасутся в долинах на высоте не более 500—700 м. После того как знойное солнце сжигает траву на этих пастбищах, овцы перегоняются в субальпийскую зону (2 000—2 500 м). Пробыв здесь в течение июля и части августа, овцы перегоняются еще выше, в альпийскую зону (до 4 000 м), где только что появляется сочная трава, и после приблизительно двухнедельного пребывания в этой зоне овцы быстро, лишь с остановками для ночлега, сгоняются вниз в долину.

Такие резкие смены барометрического давления, температуры, условий влажности воздуха и т. д. предъявляют серьезные требования к организму животного. Особенно заслуживающим внимания является изменение барометрического давления, а следовательно, и парциального давления кислорода, во вдыхаемом воздухе.

## Методика

Скорость перехода кислорода из крови в ткани определяется градиентом падения диффузионного давления кислорода, а так как давление $O_2$ в тканях во многих случаях может быть принято равным нулю, то скорость перехода $O_2$ непосредственно зависит от давления кислорода в капиллярной крови. Последнее, в свою очередь,

является производным трех факторов: эффективности дыхания, эффективности кровообращения и интенсивности тканевого окислительного процесса.

Под термином «эффективность» мы понимаем в данном случае не абсолютные величины легочной вентиляции или удельного кровоснабжения тканей, но способность систем дыхания и кровообращения поддерживать при данных условиях парциальное давление кислорода в капиллярной крови на том или ином уровне. Таким образом, эффективность дыхания может быть выражена степенью артериализации крови при прохождении ее через легкие, т. е. процентом насыщения артериальной крови кислородом. Эффективность же кровообращения выражается количеством кислорода, остающегося в крови после отдачи соответствующего количества газа при прохождении крови через тканевые капилляры.

Поскольку в нашем исследовании мы стремились получить данные, характеризующие не отдельные тканевые процессы, но реакцию всего организма в целом, мы должны были исследовать смешанную венозную кровь, взятую из правого предсердия. Определив процент насыщения кислородом смешанной венозной крови и вычтя его из процента насыщения артериальной крови, мы получали величину, которую принято называть коэффициентом утилизации кислорода, которая и являлась критерием эффективности кровообращения. Очевидно, что, чем выше коэффициент утилизации, тем меньше эффективность кровоснабжения тканей.

Зная величины процентного насыщения кислородом артериальной и смешанной венозной крови и имея данные о параметрах кривой диссоциации $HbO_2$ для исследуемой крови, мы можем перейти от процента насыщения крови к парциальному давлению кислорода. Отсюда можно получить приблизительное представление о парциальном давлении $O_2$, существующем непосредственно в крови капилляров.

Эта величина вычисляется по эмпирической формуле

$$P_k = \frac{P_a - P_v}{\ } + P_v,$$

где $P_k$ — давление $O_2$ в капиллярной крови, $P_a$ — давление $O_2$ в артериальной крови, $P_v$ — давление $O_2$ в венозной крови.

Вычисленное давление в капиллярной крови является некоторой средней величиной из всех давлений $O_2$, которые имеют место по всей длине тканевого капилляра. В наших условиях, поскольку мы оперировали со смешанной венозной кровью, $P_k$ явилось статистической величиной, характеризующей среднее давление кислорода во всех капиллярах тела.

Артериальная кровь для исследования бралась из a. carotis, венозная — из правого предсердия при помощи катетера, опущенного через надрез в v. jugularis. Кровь бралась под жидкий вазелин для избежания соприкосновения ее с воздухом и анализировалась по методу van Slyke. Кривые диссоциации получались обычным способом при температуре тела и $pCO_2$ — 40 мм Hg.

Исследования производились на трех объектах: 1) на метисе, 2) на исходной породе Гиссар и 3) за неимением возможности исследования исходной породы Линкольн — на беспородной равнинной овце Ленинградской области.

Равнинные овцы исследовались в Ленинграде в условиях острого опыта. Животные, подвергнутые трахеотомии, дышали из респирометра Krogh различными газовыми смесями, по содержанию кислорода соответствующими различным высотам. После определенного срока дыхания данной газовой смесью, точно одновременно, брались порции артериальной и венозной смешанной крови и сразу анализировались на содержание в них $O_2$ и $CO_2$ по методу van Slyke.

Метисы и гиссары исследовались в течение летней экспедиции. Эксперименты производились в условиях полухронической операции. На кожу шеи выводились участки a. carotis и v. jugularis, кожа зашивалась, и животные отпускались на свободу. В определенный момент брались одновременно пробы артериальной крови из артерии и смешанной венозной крови из правого предсердия. Животное при этом сохраняло полное спокойствие. Животные дышали естественным атмосферным воздухом на данной высоте. Для получения различных парциальных давлений $O_2$ во вдыхаемом воздухе мы передвигались со всей нашей походной лабораторией вместе со стадом баранов с одной высоты на другую.

Всего нами были проведены исследования на трех станциях: 1) в Кондаре, на высоте 1 100 м, 2) на Руидаште, на высоте 2 400 м и 3) в Кутармагба, на высоте 3 300 м.

## Результаты исследования

Кривые диссоциации $HbO_2$. На рис. 1 даны кривые диссоциации $HbO_2$ для крови исследованных объектов. Кружочками обозначены экспериментально полученные точки для крови гиссаров (2 опыта), ква-

дратиками — для крови метисов (2 опыта), пунктирными линиями — зона колебаний диссоциационных кривых для равнинных овец (4 опыта).

Из этих кривых можно сделать два вывода: 1) что кислородсвязующие свойства гемоглобина метисов и гиссаров одинаковы и могут быть выражены одной кривой, обозначенной на рис. 1 сплошной черной линией; 2) что гемоглобин горных овец не отличается от Hb равнинных овец и кривая диссоциации $HbO_2$ метисов и гиссаров полностью лежит в зоне колебаний кривых диссоциации для крови равнинных овец.

Рис. 1. Кривые диссоциации $HbO_2$ в крови равнинных и гиссарских овец при $pCO_2 = 40$ мм Hg и $t = 38°$ C

**Кислородная емкость.** Количество гемоглобина нами не определялось, но о нем можно судить по величине кислородной емкости. В табл. 1 даны величины кислородной емкости крови горных и равнинных овец.

Из таблицы видно, что, во-первых, кислородная емкость крови метисов и гиссаров одинакова и, во-вторых, $O_2$ — емкость крови у горных овец меньше, чем у равнинных.

Таблица 1

Величина $O_2$ емкости

| | Метис | | | Гиссар | | | Равнинные овцы (уров. моря) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | |
| Число определ. | 10 | 6 | 7 | 9 | 5 | 8 | 11 |
| Максимум | 15.14 | 15.14 | 15.21 | 14.92 | 12.57 | 14.10 | 19.56 |
| Минимум | 9.67 | 10.50 | 13.50 | 10.15 | 10.89 | 11.74 | 13.88 |
| Среднее | 12.70 | 12.65 | 13.00 | 13.37 | 11.89 | 12.59 | 15.21 |
| Общее среднее | | 12.78 | | | 12.62 | | 15.21 |

Кислородная емкость при уменьшении парциального давления $O_2$ во вдыхаемом воздухе у горных овец не увеличивается.

**Кислородное насыщение артериальной крови.** Как уже указывалось выше, об эффективности дыхания мы судим по кислородному насыщению артериальной крови. Полученные нами цифры приведены в табл. 2 и на рис. 2.

На рис. 2 даны кривые, изображающие зависимость кислородного насыщения артериальной крови от изменения высоты. Верхняя кривая вычерчена как средняя из отдельных, экспериментально полученных данных, обозначенных черными точками, для крови равнинных овец (25 определений на 11 овцах). Некоторая разбросанность точек не мешает уловить основную закономерность соотношения $O_2$-насыщения артериальной крови и высоты. На средней кривой приводятся данные, полученные для крови горных овец на трех высотах, на которых произ-

Таблица 2

Кислородное насыщение артериальной крови

| | Метис | | | Гиссар | | | | | | Равнинная овца | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | Уров. моря | 1 000 м | 2 000 м | 3 000 м | 4 000 м | 5 000 м |
| Число определ. | 7 | 5 | 7 | 5 | 6 | 8 | 15 | 11 | 11 | 11 | 11 | 11 |
| Максимум . . | 91.7 | 83.0 | 80.6 | 91.1 | 89.1 | 81.2 | 100.0 | 96.0 | 96.0 | 96.0 | 90.0 | 82.0 |
| Минимум . . | 85.4 | 78.7 | 75.0 | 87.9 | 80.8 | 69.2 | 91.8 | 94.0 | 89.0 | 83.0 | 76.0 | 67.0 |
| Среднее . . | 88.9 | 81.1 | 77.5 | 89.5 | 83.2 | 76.4 | 95.6 | 95.0 | 94.5 | 90.0 | 83.0 | 76.0 |

водились исследования. Всего сделано 23 определения крови 7 гиссаров и 20 определений крови 7 метисов. В виду того, что точки для крови метисов (квадратики) и гиссаров (кружочки) полностью совпадают, кривая вычерчена как средняя для обеих пород горных овец.

При сравнении верхней и средней кривых бросается в глаза, что отношение $O_2$-насыщения артериальной крови к высоте различно у равнинных и горных овец.

У горных овец кривая обнаруживает линейную зависимость этих величин. У равнинных же овец наблюдается характерный изгиб кривой, указывающий на наличие в организме возможности удерживать процент насыщения артериальной крови кислородом на нормальном уровне при подъемах до 2 000—2 500 м. Лишь после 2 500—3 000 м насыщение артериальной крови падает.



Рис. 2. Зависимость процента насыщения артериальной крови от высоты

Кроме того, если кривые нанести на одну систему координат, как это показано на нижней кривой рис. 2, то останавливает внимание тот факт, что абсолютные величины процентов насыщения артериальной крови кислородом у горных овец всегда ниже, чем у равнинных, соответственно для каждой высоты.

Коэффициент утилизации $O_2$. Как указывалось выше, критерием для эффективности кровообращения нам служил коэффициент утилизации $O_2$, так как существующие способы прямого измерения скорости кровообращения представляют собою большие методические неудобства в экспедиционных условиях нашего эксперимента. Величины коэффициентов утилизации $O_2$ представлены в табл. 3.

Из таблицы можно сделать два вывода: во-первых, что величины коэффициентов утилизации кислорода у гиссаров и метисов очень близки и, во-вторых, что у горных овец эти величины значительно выше,

Таблица 3

Величины коэффициента утилизации $O_2$ у горных овец и у равнинной овцы

| | Метис | | | Гиссар | | | | | Равнинная овца | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | 1 100 м | 2 400 м | 3 300 м | Уровень моря | 3 000 м | 4 000 м | 5 000 м |
| Число определ. | 7 | 5 | 7 | 6 | 3 | 8 | 15 | 11 | 11 | 11 |
| Максимум . . . | 51.2 | 47.1 | 52.0 | 58.7 | 45.3 | 55.0 | 34.7 | 33.4 | 31.7 | 34.3 |
| Минимум . . . | 34.7 | 26.6 | 35.0 | 40.6 | 34.6 | 29.0 | 17.6 | 20.2 | 19.3 | 16.4 |
| Среднее . . . . | 41.8 | 39.3 | 42.4 | 49.8 | 40.3 | 43.1 | 28 | 27 | 25 | 23 |
| Общее среднее . | 41.2 | | | 44.4 | | | | | 25.8 | |

чем у равнинных. А так как большая утилизация кислорода означает медленное кровообращение, то из полученных данных можно сделать вывод, что скорость кровообращения у горных овец ниже, чем у равнинных.

Давление кислорода в капиллярной крови. Влияние изменения парциального давления $O_2$ во вдыхаемом воздухе на $pO_2$ в капиллярной крови, характеризующее условия перехода $O_2$ из крови в ткани, представлено на рис. 3. Кривые, изображенные на рисунке, представляют собою зависимость $pO_2$ в капиллярной крови от высоты. На верхней кривой приводятся данные для крови равнинных овец, средняя — для крови горных овец. Совпадение данных для гиссаров и метисов позволяет провести одну общую для обеих пород кривую. При нанесении этих кривых на одну систему координат (нижняя кривая на рис. 3) отмечается, во-первых, что в пределах изменений высоты, примерно, до 2 000 м давление $O_2$ в капиллярной крови у равнинных овец удерживается в пределах нормы; у горных же овец оно падает в прямой зависимости от падения $pO_2$ во вдыхаемом воздухе, при возрастании высоты. Во-вторых, отчетливо видно, что $pO_2$ в капиллярной крови у горных овец на всех высотах ниже, чем у равнинных, т. е. условия перехода кислорода из крови в ткани горных овец менее благоприятны.

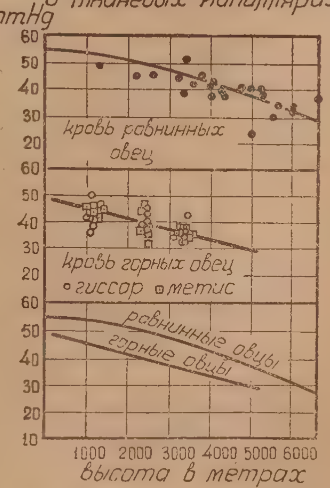



Рис. 3. Зависимость парциального давления $O_2$ в тканевых капиллярах от высоты

## Обсуждение результатов исследования

По существующим представлениям, механизм акклиматизации к высотам заключается в целом ряде функциональных и морфологических изменений, направленных к удержанию парциального давления кислорода

в капиллярной крови на близком к норме уровне. Эти изменения заключаются, главным образом, в увеличении количества эритроцитов и гемоглобина (увеличение, следовательно, $O_2$-емкости крови) и увеличении эффективности дыхания и в меньшей степени кровообращения. Таким образом, по существующим воззрениям, процесс акклиматизации заключается в мобилизации всех ресурсов организма для поддержания такого уровня парциального давления $O_2$ в капиллярной крови, который был бы достаточным для обеспечения перехода необходимых количеств кислорода в ткани для их нормальной жизнедеятельности.

Если с этой точки зрения рассматривать весь полученный нами экспериментальный материал, то бросается в глаза парадоксальное явление.

Гиссар — животное, несомненно, прекрасно акклиматизированное к высотам, представляет собой в сущности «живой тонометр»; процент насыщения артериальной крови совершенно закономерно падает по мере уменьшения $pO_2$ во вдыхаемом воздухе.

Даже на такой небольшой высоте, как Кондара (1 100 м), артериальная кровь гиссара насыщена только на 89%, в то время как во вдыхаемом воздухе кислород находится еще под давлением в 120 мм Hg. Когда мы заставляли гиссаров на высоте 1 100 м дышать чистым кислородом, мы получали кислородное насыщение артериальной крови, равное 99.2%, вместо 89% при естественных условиях на этой высоте.

Соответственно пониженному проценту насыщения артериальной крови, и $pO_2$ в капиллярной крови оказывается уменьшенным уже на высоте 1 100 м.

При этом давление кислорода в крови капилляров могло бы быть легко повышено за счет ускорения кровообращения. Так, если бы коэффициент утилизации $O_2$ у гиссаров был такой же, как у равнинных овец, т. е. равен 28, а не 49.8, то уже и тогда $pO_2$ в капиллярной крови было бы равно 53 мм, а не 43 мм, как это было найдено в действительности. Соответствующие вычисления для еще бо́льших высот показывают, что гиссары находятся в условиях несомненного кислородного голодания с точки зрения обычных представлений. Тем не менее гиссары чувствуют себя прекрасно и способны совершать большую работу по подъему на крутые склоны гор Гиссарского хребта.

Создается впечатление, что животное явно не использует запасной эффективности систем дыхания и кровообращения для поддержания $pO_2$ в крови на достаточно высоком уровне. Эта запасная эффективность, несомненно, имеется и может быть, при определенных условиях, реализована.

Так, заставляя гиссаров выполнять физическую работу, мы нашли, что стимуляция работой повышает парциальное давление $O_2$ в капиллярной крови с 37 мм до 49 мм Hg (Кутармагба — 3 300 м).

Анализ всего материала заставляет предположить, что если у равнинных овец процесс адаптации к пониженному содержанию кислорода во вдыхаемом воздухе направлен на приспособление всех функций организма к тканевым процессам, то у гиссаров, наоборот, процесс адаптации заключается в приспособлении тканевых процессов к меняющимся условиям среды. Основанием для такого вывода является то соображение, что ни один из известных признаков реакции на пониженное парциальное давление кислорода у этих, несомненно, хорошо переносящих большие высоты животных отмечен не был. У них отсутствует даже такая общеизвестная реакция на высоту, как новообразование эритроцитов. Если бы такой процесс имел место, он неизбежно привел бы

к увеличению кислородной емкости крови после трехнедельного пребывания исследованных овец на высоте более 2 500 м.

Между тем, как видно из табл. 1, такого повышения $O_2$-емкости не последовало.

Весь результат сопоставления реакции равнинных и горных овец явился для нас в достаточной степени неожиданным. Исходя из обычных представлений о сущности приспособительного процесса, согласно которым основным фактором в этом процессе является необходимость удержать давление кислорода в крови капилляров на возможно высоком уровне, мы должны были бы признать, что овцы Ленинградской области лучше приспособлены к существованию на высоте 3 300 м, чем гиссары, в течение многих поколений живущие в условиях высокогорных пастбищ. Данные на ленинградских овцах были получены в условиях острого эксперимента. Поэтому мы не можем судить о том, как вели бы себя эти овцы в естественных условиях на соответствующей высоте. Несомненно, однако, что гиссары и метисы, находясь в тяжелой аноксемии, не обнаруживали ни малейших признаков кислородного голодания. В одном из опытов на высоте в 3 300 м мы зарегистрировали в артериальной крови гиссара только 69% насыщения.

Если бы у авторов настоящего исследования, находившихся на одной высоте с гиссаром, артериальная кровь была также насыщена на 69%, вряд ли им удалось бы осуществить этот анализ. Между тем, столь глубокое падение содержания кислорода в артериальной крови не вызывает у несомненно хорошо переносящих высоту овец ни малейшей реакции со стороны дыхания и кровообращения и никаких симптомов болезненного состояния.

Отсюда нам кажется естественным предположить, что стремление к поддержанию высокого давления кислорода в крови не является единственной формой акклиматизационного процесса. Эта форма, как показывают многочисленные исследования, свойственна организмам, перенесенным из обычной для них богатой кислородом среды в среду необычно обедненную. Для организмов же, в течение многих поколений акклиматизировавшихся к пребыванию на высотах, можно допустить и иную форму приспособления, которую мы называем приспособлением тканевых процессов, не уточняя, за неимением экспериментальных данных, этого понятия.

В отношении непосредственной практической задачи нашего исследования мы приходим к следующим выводам:

1) Исследование установило специфическую особенность в приспособляемости к высотам, свойственную гиссарам. Эта особенность не совпадает с обычными представлениями о процессах, лежащих в основе акклиматизации.

2) Метис полностью сохранил эту специфическую особенность.

Из этих двух положений можно сделать вывод о том, что при скрещивании горной овцы с равнинной функциональные признаки, определяющие приспособляемость к высотам, у метиса сохранились полностью и не пошли по типу равнинной овцы.

В итоге нашего исследования мы приходим к выводу, что метис от вполне приспособленного в отношении фактора высоты гиссара ничем не отличается.

---

**Z. I. BARBASHEVA and A. G. GINEZINSKY. SPECIFIC TRAITS IN THE ADAPTATION OF GUISSAR SHEEP TO ALTITUDE**

SUMMARY

The authors made an attempt to compare the reaction of plane- and mountain sheep to low parcial oxygen pressure. With this aim in view they investigated guissar mountain sheep, as well as plane sheep and hybrids between the two breeds.

1. The study has revealed some specific traits in the adaptability of the guissar-sheep to altitudes. The specificity in question does not coincide with the current idea of the processes that underlie acclimatization.

2. Hybrids fully retain this specific character.

Hence it can be concluded that as a result of crosses between mountain and plane varieties, the hybrid has fully preserved its functional characters responsible for the adaptability to altitudes.

On the basis of our study we arrive at a conclusion that the hybrid differs in nothing from a guissar sheep that is known to show perfect adaptability as regards the factor of altitude.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologiques

В. Н. БОРСУК

# ВЛИЯНИЕ УМЕНЬШЕНИЯ КИСЛОРОДА В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ НА ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ (DECAPODA)

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова (директор — акад. Л. А. Орбели) Академии Наук СССР, Ленинград

Поступила 2.II.1942

Проблеме акклиматизации к низким парциальным напряжениям кислорода посвящено большое количество исследований, произведенных на высших позвоночных животных и на человеке. В этих исследованиях проблема акклиматизации до недавнего времени рассматривалась преимущественно с точки зрения изучения тех механизмов, посредством которых акклиматизирующийся к низким парциальным напряжениям кислорода организм может удерживать $pO_2$ в артериальной крови на уровне, близком к норме. Только в небольшом числе работ отмечена возможность акклиматизации путем непосредственного приспособления тканей организма к существованию при низком напряжении $O_2$. Наиболее отчетливо эта точка зрения была сформулирована в исследованиях Барбашевой и Гинецинского.

Авторы нашли, что гиссарские овцы прекрасно приспособлены к существованию на высотах, в то время как содержание кислорода в их крови падает по мере подъема в гораздо большей степени, чем у равнинных животных. Отсюда и был сделан вывод, что у этих типичных горных животных процесс акклиматизации основан не на стремлении поддерживать высокое $pO_2$ в тканевой среде, но на приспособлении самых тканей к низкому содержанию кислорода. Этот вопрос был в дальнейшем подробно рассмотрен в диссертации Барбашевой, в которой приведена исчерпывающая литература.

При постановке проблемы под этим углом зрения выбор объектов, естественно, не должен быть ограничен высшими животными с развитой системой транспорта кислорода тканям. Наоборот, беспозвоночные животные, с их менее стабилизированной внутренней средой, представляют особенный интерес для изучения тканевых процессов акклиматизации к низкому напряжению $O_2$.

Настоящая работа, выполненная на Мурманской биологической станции Академии Наук СССР, имеет своей целью исследовать вопрос о приспособлении морских ракообразных к условиям существования в обедненной кислородом воде и является продолжением серии исследований, начатых Гинецинским и Барбашевой.

## Методика

Работа проводилась на четырех видах десятиногих раков:

1) Краб — Hyas arraneaus.

2) Рак-отшельник — Eupagurus pubescens.

3) Креветка — Sclerocrangon boreas.

4) Креветка — Eualis gaimardi.

Животные содержались в закрытых аквариумах, заполненных доверху морской водой, которая не сменялась на протяжении всего периода наблюдения. В качестве аквариумов, пригодных для этой цели, мы использовали большие музейные цилиндры, емкостью до 20 л, с притертыми крышками.

Таким образом, животное постепенно акклиматизировалось к жизни при низком содержании кислорода.

Скорость уменьшения содержания кислорода в воде аквариума, естественно, зависит от числа животных, от объема воды в аквариуме и от интенсивности их газообмена. Мы эмпирически подбирали такой объем аквариума и число животных в группе, что содержание $O_2$ в литре воды падало приблизительно до нужной нам величины в заданное количество дней.

Так как крабы и раки-отшельники переносят кислородное голодание несравненно лучше, чем креветки, то условия опыта для обеих групп отличались друг от друга. Газообмен крабов и раков определялся ежедневно, причем респирационной средой служила та самая вода, в которой животные в день опыта содержались в аквариуме. При этом можно было снизить содержание кислорода до 1 $см^3$ в литре, а затем, произведя определение газообмена в этой воде, пересадить животных в свежеаэрированную морскую воду и провести весь эксперимент с начала на тех же животных. В случае креветок мы могли выдерживать животных в аквариуме без смены воды лишь до тех пор, пока кислород снижался до 4 $см^3$ в 1 л. Для того чтобы исследовать газообмен при более низком содержании кислорода, мы пересаживали группы животных на время опыта в воду с содержанием в 2 и 3 $см^3$ $O_2$ на литр, взятую из аквариума, в котором содержались крабы.

На время респирационного опыта животные помещались в стеклянные сосуды, герметически закрывающиеся хорошо притертыми стеклянными пробками. Респирационные сосуды заполнялись морской водой с различным содержанием кислорода и погружались в ванну, температура которой была постоянной во всех опытах. Потребление кислорода вычислялось по разнице в содержании кислорода в воде, служившей дыхательной средой, в начале и конце опыта. При этом для первого определения мы брали контрольную пробу одновременно с заполнением респирационного сосуда, для второго определения брали воду непосредственно из респирационного сосуда в момент окончания опыта. Содержание $O_2$ в воде определялось общеизвестным способом Winkler.

Потребление кислорода одним животным или группой их (в случае молоди Hyas или креветок Eualis gaimardi) рассчитывалось в 1 $см^3$ за 1 час на 1 г живого веса.

## Результаты опытов

Hyas arraneaus. Величины потребления кислорода крабом Hyas в нормальных условиях и условиях обеднения кислородом даны в

Таблица 1

Влияние акклиматизации на потребление $O_2$ Hyas arraneaus

| До начала акклиматизации | Пребывание в аквариуме без смены воды (в сутках) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 |
| Содрежание $O_2$ в воде респирационного сосуда (в $см^3$ на 1 л) | | | | | | |
| 7 (обычная морская вода) | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |

| | Потребление $O_2$ на 1 г за 1 час | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % |
| Взрослые животные | 0.037 | 100 | — | — | — | — | 0.025 | 68 | 0.025 | 68 | 0.008 | 21 | 0.007 | 19 |
| | 0.023 | 100 | 0.019 | 82 | 0.019 | 82 | 0.015 | 65 | 0.011 | 45 | 0.007 | 30 | — | — |
| | 0.031 | 100 | 0.025 | 86 | 0.017 | 55 | 0.021 | 68 | 0.012 | 39 | — | — | — | — |
| | 0.021 | 100 | 0.010 | 48 | 0.009 | 43 | 0.007 | 33 | 0.006 | 29 | - | — | — | — |
| | 0.060 | 100 | — | — | 0.029 | 48 | 0.025 | 42 | 0.016 | 27 | — | — | — | — |
| Среднее . | 0.34 | 100 | — | 72 | — | 57 | 0.019 | 55 | 0.014 | 41 | — | 25 | — | 19 |
| Молодь . | 0.156 | 100 | 0.087 | 55 | — | — | 0.083 | 54 | 0.081 | 52 | — | — | — | — |

табл. 1. В этой таблице приведены данные пяти типичных экспериментов на взрослых животных и одного опыта над группой молоди. Каждое животное (а также и группа молоди) прошло через несколько полных периодов жизни в закрытых аквариумах, и величины газообмена для каждого содержания $O_2$ в воде являются средними из нескольких определений. Данные этих экспериментов, равно как и других, менее полных серий наблюдений, несомненно, свидетельствуют о том, что по мере умньшения кислорода в дыхательной среде окислительный процесс претерпевает отчетливое снижение.

Из таблицы видно, что молодь дышит интенсивнее, чем взрослые животные, но газообмен также зависит от содержания $O_2$ в окружающей

Таблица 2

**Влияние акклиматизации на потребление $O_2$ Eupagurus pubescens**

| До начала акклиматизации | | | Пребывание в аквариуме без смены воды (в сутках) | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 1—2 | | 2—4 | | 6 | | 7—8 | | 10—11 | |
| Содержание $O_2$ в воде респирационного сосуда (в см³ на 1 л) | | | | | | | | | | | | |
| 7 (обычная морская вода) | | | 6 | | 5 | | 4 | | 3 | | 1 | |
| Потребление $O_2$ на 1 г за 1 час | | | | | | | | | | | | |
| | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % |
| | 0.098 | 100 | — | — | 0.083 | 84 | 0.060 | 61 | — | — | — | — |
| | 0.066 | 100 | — | — | — | — | 0.024 | 37 | 0.023 | 35 | 0.017 | — |
| | 0.069 | 100 | — | — | 0.034 | 49 | — | — | — | — | 0.028 | — |
| | 0.100 | 100 | 0.046 | 46 | 0.036 | 36 | — | — | 0.028 | 18 | 0.016 | — |
| Среднее . | 0.086 | 100 | — | 46 | — | 56 | — | 49 | — | 32 | — | 27 |

животное среде: чем ниже содержание $O_2$ в морской воде, тем меньше и потребление кислорода. Как взрослые, так и молодые животные хорошо приспосабливаются к содержанию в воде с низким напряжением кислорода. Так, в воде с содержанием 3 см³ $O_2$ в 1 л животные могут жить в течение трех недель, нормально двигаясь и принимая пищу. После помещения этих животных в нормальную морскую воду они не сразу восстанавливали газовый обмен, но в течение нескольких дней потребление кислорода оказывается ниже, чем это было установлено до начала акклиматизационного опыта.

Рак-отшельник Eupagurus pubescens. Из табл. 2, представляющей собою материал для рака-отшельника, видно, что и этот вид также обладает способностью снижать потребление кислорода по мере уменьшения содержания его в морской воде. Это снижение характеризуется, примерно, теми же величинами, что и у краба Hyas. Вместе с тем и этот вид обнаруживает хорошую выносливость к кислородному голоданию, и животные могут повторно подвергаться акклиматизационному опыту.

Sclerocrangon boreas. Материал, полученный на креветке Sclerocrangon, дан в табл. 3. В этой таблице приведены 3 типичных

Таблица 3

Влияние акклиматизации на потребление $O_2$ Sclerocrangon boreas

| | До начала акклиматизации | | Пребывание в аквариуме без смены воды[1] (в сутках) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 1 | | 2 | | 3 | | 4—5 | |
| Содержание $O_2$ в воде респирационного сосуда (в см³ на 1 л) | | | | | | | | | | |
| | 7 (обычная морская вода) | | 5 | | 4 | | 3[2] | | 2[2] | |
| Потребление $O_2$ на 1 г за 1 час | | | | | | | | | | |
| | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % |
| | 0.059 | 100 | 0.036 | 61 | 0.032 | 54 | 0.025 | 42 | 0.022 | 37 |
| | 0.072 | 100 | 0.075 | 104 | 0.069 | 95 | 0.063 | 88 | 0.028 | 39 |
| | 0.113 | 100 | 0.039 | 88 | 0.102 | 90 | 0.075 | 67 | — | — |
| Среднее | 0.081 | 100 | 0.070 | 84 | 0.067 | 83 | 0.051 | 65 | — | 38 |

[1] Содержание $O_2$ в воде аквариума не падало ниже 3 см³ на 1 л.
[2] Содержание $O_2$ в воде респирационного сосуда ниже, чем в воде аквариума.

эксперимента над животными, период исследования которых был наиболее полным. Из таблицы отчетливо видно, что и в этом случае имеется снижение в потреблении кислорода с уменьшением его содержания в окружающей среде.

Однако снижение потребления кислорода у Sclerocrangon идет значительно медленнее, чем у краба и рака-отшельника. Резкое снижение наблюдается лишь при содержании 2 см³ $O_2$ в 1 л морской воды. Сле-

дует отметить, что Sclerocrangon значительно хуже переносит уменьшение содержания $O_2$ в окружающей его среде и бо̀льшая часть животных быстро погибает уже при содержании кислорода, равном 3—4 см³ в 1 л морской воды.

Таблица 4

Влияние акклиматизации на потребление $O_2$ Eualis gaimardi

| До начала акклиматизации | | Пребывание в аквариуме без смены воды[1] (в сутки) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1—3 | | 2—4 | | 3—6[2] | | 7[2] | |
| Содержание $O_2$ в воде респирационного сосуда (в см³ на 1 л) | | | | | | | | | |
| 7 (обычная морская вода) | | 5 | | 4 | | 3 | | 2 | |
| Потребление $O_2$ на 1 г за 1 час | | | | | | | | | |
| см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % | см³ | % |
| 0.195 | 100 | 0.195 | 100 | 0.225 | 115 | 0.265 | 135 | 0.172 | 88 |
| 0.144 | 100 | 0.360 | 250 | 0.150 | 104 | 0.144 | 100 | 0.204 | 141 |
| 0.207 | 100 | 0.215 | 104 | 0.198 | 91 | 0.339 | 163 | — | — |
| 0.184 | 100 | 0.276 | 167 | 0.179 | 97 | — | — | — | — |
| Среднее: 0.178 | 100 | 0.259 | 145 | 0.185 | 102 | — | 133 | — | 1 4 |

[1] Содержание $O_2$ в воде аквариума не падало ниже 4.5 см³ на 1 л.
[2] Содержание $O_2$ в воде респирационного сосуда ниже, чем в воде аквариума.

Креветка Eualis gaimardi. Наконец, четвертый исследованный нами представитель десятиногих раков, креветка Eualis gaimardi, дает совершенно иные результаты. В табл. 4 приведены типичные опыты над 4 группами животных. Цифры газообмена являются, следовательно, средними для всех животных данной группы. Никакого снижения в потреблении $O_2$ мы не видели; скорее наоборот, почти во всех случаях имеется некоторое нарастание в потреблении $O_2$ при снижении его содержания в морской воде. Вместе с тем креветки Eualis не способны акклиматизироваться к существованию в воде, обедненной кислородом. Они с трудом выживают одни или двое суток в воде с содержанием $O_2$ = 4—5 см³ в 1 л. В воде с еще меньшим содержанием кислорода креветка гибнет в течение 5—10 час.

## Обсуждение результатов

На рис. 1 мы изображаем графически в процентах от нормы изменения в газообмене у исследованных видов Decapoda, в зависимости от содержания кислорода в морской воде. Из кривой видно, что Hyas arraneaus и Eupagurus pubescens обнаруживают линеарную зависимость газообмена от содержания $O_2$ в окружающей среде.

С другой стороны, краб и рак-отшельник мало чувствительны к уменьшению $O_2$ и могут в экспериментальных условиях выживать дли-

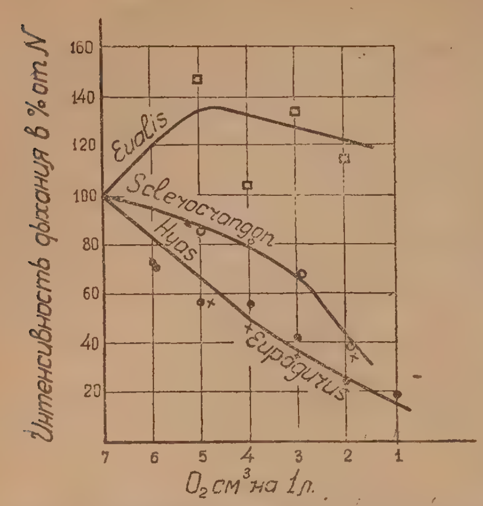



Рис. 1. Зависимость между интенсивностью окислительного процесса и содержанием $O_2$ в окружающей среде. На оси ординат отложены величины газообмена в процентах от нормы. На оси абсцисс — содержание кислорода в см$^3$ в 1 л морской воды. Нормальным условиям соответствует содержание 8 см$^3$ $O_2$ в 1 л

тельное время в воде с очень низким содержанием кислорода. Sclerocrangon boreas тоже способна уменьшать потребление кислорода в условиях аноксии, однако эта способность выражена значительно менее, чем у Hyas и Eupagurus. Кривая идет значительно более полого, резко спускаясь лишь при низких содержаниях кислорода.

Этот вид креветок значительно хуже переносит условия аноксии, чем краб и рак-отшельник, но все же лучше, чем креветка Eualis. Этот вид весьма чувствителен к недостатку кислорода. Вместе с тем Eualis совершенно не обнаруживает способности уменьшать свой газообмен в обедненной кислородом среде.

На основании нашего материала может быть сделан вывод, что уменьшение газообмена входит как часть общего физиологического комплекса, определяющего сопротивляемость кислородному голоданию у десятиногих раков, способных существовать в условиях аноксии. При этом речь может итти или об общем ограничении энергетического обмена или же о частичном переключении его на аноксибиотический тип.

## Выводы

1. При уменьшении содержания в морской воде кислорода потребление его крабом Hyas arraneaus и раком-отшельником Eupagurus pubescens резко падает.

2. Креветка Sclerocrangon boreas также снижает потребление кислорода при уменьшении его содержания в окружающей среде, однако менее резко, чем Hyas и Eupagurus.

3. Креветка Eualis gaimardi потребление кислорода в аноксической среде не уменьшает.

4. Способность исследованных животных снижать газовый обмен, повидимому, имеет важное значение для сопротивления кислородному голоданию, так как эта способность в наиболее отчетливой форме проявляется у видов, хорошо приспосабливающихся к обедненной $O_2$ морской воде в экспериментальных условиях.

---

## ЛИТЕРАТУРА

З. И. Барбашева и А. Г. Гинецинский. Изв. АН СССР, серия биологич., вып. 2, 1942.

З. И. Барбашева. Дисс. Изд. Акад. Наук СССР, 1941.

# V. N. BORSUK. GASEOUS EXCHANGE IN SOME DECAPODA AS INFLUENCED BY REDUCED OXYGEN CONTENT OF THE MEDIUM

I. P. Pavlov Physiological Institute (Director L. A. Orbeli, Member of the Academy) of the Academy of Sciences of the USSR. Leningrad

SUMMARY

1. The consumption of oxygen by the crab Hyas arraneaus and by Eupagurus pubescens shows an abrupt drop in sea waters with a reduced oxygen content.

2. The shrimp Sclerocrangon boreas restricts its oxygen consumption as soon as the surrounding medium becomes poorer in oxygen; the drop is, however, not so abrupt as in Hyas and Eupagurus.

3. The shrimp Eualis gaimardi does not restrict its oxygen consumption in anoxic media.

4. The ability of the animals investigated to reduce their gaseous exchange seems to be of prime importance with respect to oxygen deficiency, since under experimental conditions this ability is best pronounced in species well adapted to sea waters impoverished in $O_2$.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIFNCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologiques

Е. М. КРЕПС и Е. Ю. ЧЕНЫКАЕВА

# НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ОБМЕНУ $CO_2$ У РАКООБРАЗНЫХ И НАСЕКОМЫХ

## (Материалы по эволюции функции дыхания)

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР
и Карадагская станция Академии Наук УССР

Поступила 3.II.1942

1. Если посмотрим на любую из современных схем развития животного мира, то на концах ветвей родословного дерева мы найдем представителей наиболее высокоорганизованных групп современных животных. Этими группами животных, занимающими конечные позиции на эволюционных схемах, являются позвоночные, головоногие моллюски, высшие раки и, наконец, насекомые, образующие огромный и хорошо обособленный класс животных. Перечисленные представители животного мира обладают высокой степенью подвижности, хорошо развитыми нервной системой и органами чувств и являются наиболее дифференцированными, наиболее далеко отошедшими по своей организации от своего проблематического общего предка.

Обращаясь, в частности, к функции дыхания и специально к транспорту кислорода и угольной кислоты по организму, мы можем установить три типа дыхательной деятельности среди этих наиболее высокоорганизованных групп животного мира.

2. У позвоночных транспорт кислорода и угольной кислоты осуществляется кровью. Перенос кислорода и, в значительной степени, $CO_2$ совершается при помощи гемоглобина, находящегося внутри эритроцитов. Газообмен с внешней средой происходит через легкие (у воздушных) или через жабры (иногда и через кожу) у водных позвоночных.

У высших ракообразных и у головоногих моллюсков транспорт кислорода и $CO_2$ осуществляется также кровью. Но кровь этих животных не содержит клеток, подобных эритроцитам позвоночных. Дыхательный пигмент — гемоцианин — находится в коллоидном растворе в плазме. Газообмен с внешней средой происходит через жаберный аппарат. У насекомых транспорт кислорода и угольной кислоты осуществляется при помощи трахей — системы трубок, пронизывающих все тело животного. У насекомых есть кровь (гемолимфа), но она лишена дыхательного пигмента (за редкими исключениями) и, согласно общепринятому взгляду (Krogh), не несет дыхательной функции. Газообмен с внешней средой осуществляется через устья трахей у воздушных или через специальные придатки трахейной системы — у водных насекомых.

В настоящей работе мы будем касаться только вопроса транспорта $CO_2$. Проблема обмена $CO_2$ изучена хорошо у позвоночных. У всех

позвоночных в крови содержится специальный фермент — угольная ангидраза, заключенный внутри эритроцитов. Фермент этот был открыт Meldrum и Roghton в 1932 г., и важная роль его в обмене $CO_2$ установлена многочисленными работами последних лет. В капиллярах тканей угольная ангидраза способствует быстрой гидратации $CO_2$ и далее переходу ее в бикарбонатные ионы, чем обеспечивается бесперебойное поступление молекул $CO_2$ из клеток в кровь. В капиллярах легких (или жабр) угольная ангидраза обеспечивает обратный переход из бикарбонатных ионов в молекулы $CO_2$, легко и свободно диффундирующие далее через стенку легочного или жаберного эпителия наружу.

Возникает вопрос: как осуществляется обмен $CO_2$ у форм, кровь которых не имеет эритроцитов с их сложным и хорошо изученным механизмом и с богатым запасом угольной ангидразы? Такими формами являются ракообразные, головоногие моллюски и насекомые. Изучение этого вопроса составляет предмет настоящей работы.

3. Ракообразные. Объектом исследования служили 3 вида черноморских крабов: Eryphia spinifrons — каменный краб, Pachigrapsus marmoratus — мраморный краб и Xanta hydrophylus — «соня». Вопрос о транспорте кислорода в крови крабов и о видовых особенностях гемоцианинов различных крабов был детально изучен в работе Крепса, Вержбинской и Смирнова. В отношении же транспорта $CO_2$ многие вопросы остались невыясненными.

Первым стоял вопрос: имеется ли угольная ангидраза в крови крабов?

Для ответа на этот вопрос изучалось влияние крови крабов на реакции гидратации и дегидратации $CO_2$. Кровь бралась непосредственно из околосердечной сумки через отверстие в панцыре. Для предохранения от свертывания прибавлялся цитрат или оксалат калия. Опыты показали, что кровь крабов, взятая даже без всякого разведения, не оказывает никакого влияния ни на реакцию гидратации, ни на реакцию дегидратации $CO_2$. При тех же условиях кровь человека и птицы (курицы) в разведении 1 : 200, кровь рыбы в разведении 1 : 100 и кровь полихеты Arenicola marina в разведении 1 : 50 давали отчетливое, в 2—3 раза, ускорение обеих фаз реакции $CO_2 + H_2O \leftrightarrows H_2CO_3$. Эти опыты показывают, что в крови крабов (данных видов) фермент угольная ангидраза не содержится.

Методика. Реакция дегидратации $H_2CO_3 \rightarrow CO_2 + H_2O$ изучалась манометрическим методом по Brinkman, Margaria, Meldrum и Roughton, так называемым boat-method. Метод состоит в измерении скорости выделения $CO_2$ из раствора бикарбоната после смешения его с буферным раствором pH=6.81. Так как наблюдение производится при непрерывном сотрясении в приборе Warburg, то скорость выделения $CO_2$ определяется скоростью освобождения $CO_2$ из связанного состояния.

В стеклянную лодочку (рис. 1), разделенную продольным гребнем пополам, осторожно вводят по 2 мл следующих растворов:

1) В одну половину — фосфатный буферный раствор pH=6.81, приготовленный смешением равных количеств m/50 $Na_2HPO_4$ и m/50 $KH_2PO_4$.

2) В другую половину — раствор m/50 $NaHCO_3$, приготовленный на m/500 NaOH. В эту же половину осторожно отмеривают 0.05 мл испытуемого субстрата или дестиллированной воды в контрольных (пустых) определениях.

Лодочка присоединяется к манометру, погружается в ванну аппарата Warburg и на 10 мин. оставляется при открытом кране манометра для выравнивания температуры. Затем кран закрывается, и пускается в ход качательное приспособление. Жидкости в лодочке смешиваются, и начинается выделение $CO_2$. Отсчеты по манометру делаются через каждые 30 сек. Процесс выделения угольной кислоты заканчивается обычно в 4 мин. При пользовании одним и тем же манометром можно не вычислять константы, так как выводы делаются по сравнению с контролем.

С увеличением каталитической активности субстрата несколько увеличивается общее количество выделенной $CO_2$. Для выражения активности угольной ангидразы

Meldrum и Roughton берут вторую четверть всей реакции. Если $P_0$ — давление во 2-ю четверть без катализатора, $P$ — давление с катализатором, то за единицу каталитической активности Meldrum и Roughton принимают

$$E = \frac{P - P_0}{P_0} = 1 \text{ при } 15^\circ.$$

Реакция гидратации $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$ изучалась колориметрическим методом Brinkman. В этом методе реакция изучается не при постоянном pH; быстрота изменения pH служит мерой скорости реакции.

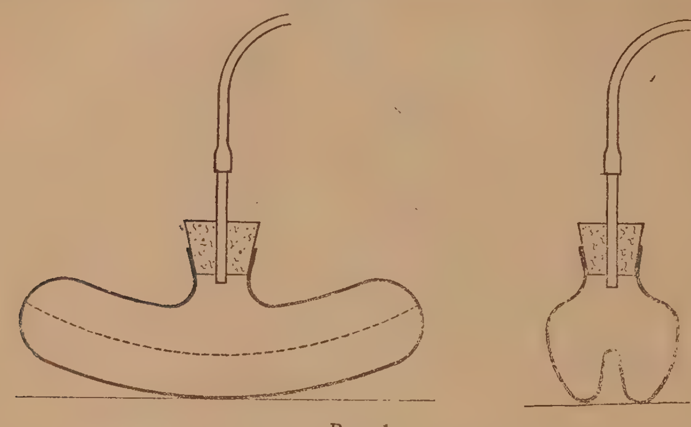


Рис. 1

В U-образный сосудик (рис. 2) наливается сперва 2 мл чистой ртути, затем в одно колено 1 мл $n/200$ раствора $CO_2$ (1-й раствор), в другое колено — 1 мл $n/50$

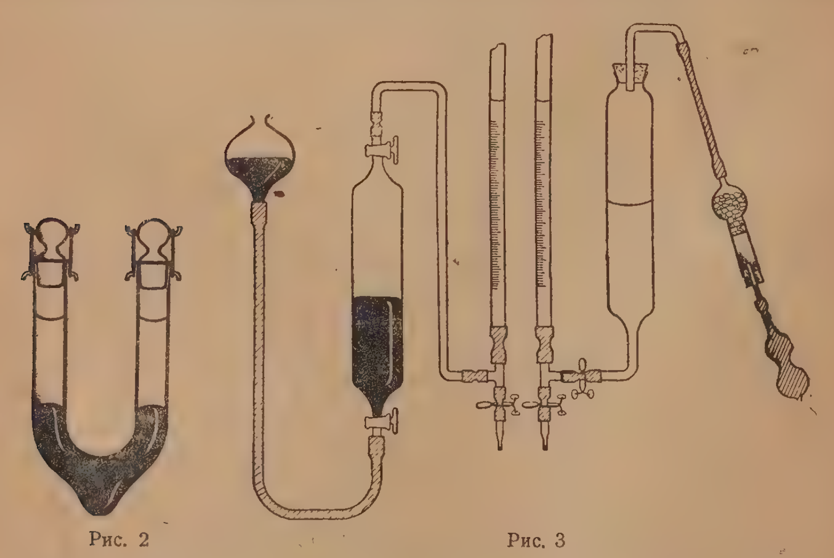


Рис. 2 Рис. 3

раствора бикарбонатов, содержащего индикатор фенолрот (2-й раствор) и 0.05 мл испытуемого субстрата или воды в контрольных определениях.

**Приготовление растворов.** 1-й раствор. 10 мл $n/10$ HCl и 10 мл $n/10$ $NaHCO_3$ отмериваются в мерную колбу, емкостью в 200 мл, и доводятся водой до метки. Раствор должен храниться без контакта с атмосферой во избежание потери $CO_2$. Для хранения растворов и точного отмеривания мы пользовались устройством, показанным на рис. 3.

2-й раствор. К 200 мл свежеприготовленного $n/50$ раствора $NaHCO_3$ прибавляются 9 мл $n/50$ $Na_2CO_3$ и 15 мг индикатора фенолрот (фенолсульфанталеин из серии индикаторов Clark и Lubs).

Скорость реакции $CO_2+H_2O \rightarrow H_2CO_3$ и действие фермента очень зависят от температуры. Поэтому измерения скорости следует производить всегда при одной и той же температуре. Удобнее всего пользоваться температурой 0°, при которой реакция идет медленнее и точность измерений больше.

Ход определения. Сосудик с отмеренными растворами (1 и 2) погружается на 10 мин. в стакан с тающим льдом для принятия нужной температуры. Затем его быстро опрокидывают несколько раз и помещают снова в смесь льда и воды в опрокинутом положении, непарным концом кверху. По секундомеру следят за изменением окраски индикатора от малиновой до желтой. Время изменения виража индикатора служит мерой скорости реакции $CO_2+H_2O \rightarrow H_2CO_3$.

Практически удобно, если скорость реакции контрольной пробы (т. е. без добавления субстрата) оказывается в пределах 80—150 сек. Избыток молекул $CO_2$ ускоряет реакцию, избыток молекул $NaHCO_3$ замедляет ее. Варьируя относительные количества 1-го и 2-го растворов, можно добиться желаемой скорости.

Субстрат, который подвергается испытанию на его каталитическую активность, вносится в количестве 0.05 мл в одно из колен сосудика. Наличие угольной ангидразы в субстрате ускоряет реакцию. На скорость реакции может влиять концентрация буферов в растворах (бикарбонатов, фосфатов). Метод отличается простотой и быстротой определения, но требует тщательной работы, содержания в чистоте ртути, сосудиков и т. п.

Мерой каталитической активности может служить процент ускорения по отношению к времени контрольной пробы (Leiner). Van Goor за единицу каталитической активности принимает

$$E = \frac{T_0 - T}{T} = 1,$$

где $T_0$ — время контрольной пробы, $T$ — время с катализатором; одна условная единица, по van Goor, означает ускорение реакции в два раза.

4. Ненахождение угольной ангидразы в крови крабов выдвинуло следующий вопрос: как обеспечивается достаточно быстрая отдача $CO_2$ при протекании крови через жабры? Этот вопрос тем более уместен, что кровь крабов имеет щелочную реакцию (pH=7.6—7.8), при которой напряжение свободной $CO_2$ должно быть весьма невелико. Естественно было предположить, что угольная ангидраза заключена в клетках тех тканей, через которые идет газообмен с внешней средой, т. е. в жаберном эпителии.

Первые поставленные опыты дали сразу положительный результат. Водные экстракты из жабр крабов отчетливо ускоряют реакцию гидратации и реакцию дегидратации $CO_2$.

Экстракты готовились нами следующим образом: вскрывался панцырь, вырезались одна-две дольки жабр, быстро обсушивались фильтровальной бумагой и взвешивались на торзионных весах. Навеска быстро растиралась в агатовой ступке с кварцевым песком и дистиллированной водой (перегнанной в стеклянной посуде). Концентрация экстрактов обычно бралась 1 : 50 (реже 1 : 20). Экстракт центрифугировался 2—3 мин., и в опыт шло 0.05 мл экстракта, что отвечает 1 мг сырого веса ткани.

Конечное разведение в опытах с гидратацией было, таким образом, 1 : 2 000 (1 мг в 2 мл раствора), в опытах с дегидратацией 1 : 4 000 (1 мг в 4 мл раствора). Примером может служить следующий типичный опыт (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние экстракта из жабр крабов на реакцию гидратации $CO_2$**

| № | Проба | Скорость в секундах |
|---|---|---|
| 1 | Контроль | 120 |
| 2 | Экстракт из жабр краба E. spinifrons, разведение 1:20 | 50 |
| 3 | То же | 50 |
| 4 | Контроль | 119 |
| 5 | Экстракт из жабр краба E. spinifrons, разведение 1:50 | 90 |
| 6 | То же | 88 |
| 7 | Контроль | 120 |
| 8 | Экстракт из жабр краба P. marmoratus, разведение 1:20 | 40 |
| 9 | То же | 40 |
| 10 | Экстракт из жабр того же краба, разведение 1:50 | 70 |
| 11 | То же | 73 |
| 12 | Контроль | 117 |

Если экстракт подвергнуть нагреванию до 60° в течение 30 мин., он теряет свою активность. Угольная ангидраза термолабильна. Прибавление очень малых доз HCN (0.001 m) сильно угнетает каталитическую активность экстракта из жабр краба.

Приведенный опыт наглядно показывает наличие и степень активности угольной ангидразы в жаберной ткани крабов. Количество фермента (или его активность) приблизительно в 10 раз ниже, чем в крови человека. Наличие угольной ангидразы в жабрах способствует быстрому превращению трудно диффундирующих ионов $HCO_3$ в легко диффундирующие молекулы $CO_2$ и, следовательно, обеспечивает свободное выделение $CO_2$ в окружающую среду.

Что касается условий в тканях, то, повидимому, щелочная реакция способствует тут связыванию $CO_2$. Исследование различных тканей (мышц, печени) на содержание в них угольной ангидразы дало отрицательный результат.

4. Следующий поставленный вопрос касался видовых отличий крабов: как отражаются на активности угольной ангидразы биологические особенности различных видов? Этот вопрос возникал естественно после установления столь резких видовых отличий в физиологических свойствах гемоцианинов различных крабов (Крепс, Вержбинская, Смирнов).

Три изученных нами черноморских краба сильно отличаются друг от друга.

Мелкий мраморный краб P. marmoratus, обычный обитатель каменистых берегов, проводит летом бо̀льшую часть времени вне воды, под камнями. Он отличается чрезвычайной подвижностью и быстротой, превосходя в этом отношении все другие виды черноморских крабов.

Каменный краб E. spinifrons живет несколько глубже, редко выходя из воды. Он крупнее мраморного краба, обладает очень прочным панцырем и большой силой. Весьма агрессивен. Однако в подвижности и скорости движений он сильно уступает мраморному крабу.

Наконец, третий наш объект Xanta hydrophylus, живущий в той же зоне, что и каменный краб, а по размерам соответствующий мра-

морному крабу, обладает наименьшей активностью и наименьшей подвижностью. При попытках его поймать он становится в характерную оборонительную позу с вытянутыми и раздвинутыми клешнями, как Eryphia, не удирает, как мраморный краб, а падает неподвижно на дно, и его легко принять за мертвого. Местное название его — «соня» — достаточно хорошо характеризует малую двигательную активность этого краба.

У всех трех видов крабов в жабрах легко обнаружить угольную ангидразу, но концентрация (активность) этого фермента отличается у разных видов. Выше всего она у подвижного мраморного краба и ниже всего у вялой «сони», в полном соответствии с моторной характеристикой животного.

Табл. 2 дает представление о видовых отличиях и об индивидуальных колебаниях в содержаниях угольной ангидразы в жабрах различных крабов.

Таблица 2

**Содержание угольной ангидразы в жабрах различных крабов**

| Проба | Время реакции в сек. | % по отношению к контролю |
|---|---|---|
| Краб P. marmoratus | | |
| Контроль | 120 | — |
| Экстракт жабр. Разведение 1:50 | 70, 75 | 60 |
| | 78, 74 | 63 |
| | 45, 48 | 39 |
| | 63, 63 | 52 |
| Среднее | — | 54 |
| Краб E. spinifrons | | |
| Контроль | 120 | — |
| Экстракт жабр. Разведение 1:50 | 102, 102 | 85 |
| | 92, 98 | 80 |
| | 83, 83 | 69 |
| Среднее | — | 78 |
| Краб X. hydrophilus | | |
| Контроль | 120 | — |
| Экстракт жабр. Разведение 1:50 | 110 | — |
| | 114 | — |
| Экстракт жабр. Разведение 1:20 | 82 | — |
| | 80 | — |
| | 80 | — |
| | 77 | — |

Концентрация угольной ангидразы в жабрах X. hydrophylus столь мала, что разведение экстракта 1:50 оказывается уже чрезмерным

для обнаружения эффекта, и приходится брать разведения, в 2—3 раза менее сильные, чтобы убедиться в наличии этого фермента в жабрах Xanta.

Таким образом, ясно выражена корреляция между концентрацией угольной ангидразы в ткани жабр и двигательной активностью животного.

Ferguson, Lewis и Smith также не нашли угольной ангидразы в крови ракообразных. Не нашли они угольной ангидразы и в крови головоногих моллюсков. Эти же авторы показали, что значительные количества этого фермента содержатся в ткани жабр мечехвоста Limulus и кальмара Loligo. Van Goor подтвердил данные этих авторов для других видов головоногих — каракатицы Sepia и осьминога Octopus.

Таким образом, головоногие моллюски и высшие раки имеют ряд сходных черт в отношении дыхательных функций. У тех и других в крови содержится внеклеточно, в коллоидном растворе, медный дыхательный пигмент гемоцианин. У тех и у других в крови нет угольной ангидразы, но она в значительных количествах заключена в ткани жабр.

5. Насекомые. Совершенно иной механизм лежит в основе транспорта газов в организме насекомых. У них газообмен осуществляется при помощи системы трахей, разветвленных трубочек, густой сетью пронизывающих все тело насекомого. Мелкие разветвления трахей заходят в промежутки между отдельными клетками и даже внутрь клеток. По этим трубочкам и движется кислород из внешней среды внутрь и угольная кислота в обратном направлении. Жидкая среда, кровь или гемолимфа, не несет у насекомых функции транспорта газов. Что касается выделения $CO_2$, то есть указания (Krogh), что молекулы $CO_2$ движутся не только по системе трахей, но и благодаря своей высокой способности к диффузии проникают непосредственно от мест образования «прямым путем» через хитиновые покровы животного наружу. В этих условиях, казалось бы, всякая, даже незначительная, гидратация $CO_2$, т. е. превращение $CO_2$ сперва в $H_2CO_3$, а затем в $HCO_3$, должна быть помехой в деле отдачи $CO_2$ из организма насекомого. А такая гидратация неизбежно, в силу простых физико-химических законов, происходит в водной среде при реакциях, близких к нейтральной точке. В этом отношении условия в организме насекомого диаметрально противоположны условиям в организме животного, у которого кровь несет дыхательную функцию и гидратация $CO_2$ является первым и неизбежным шагом по пути выделения ее из организма.

Для опытов нам служили различные прямокрылые — кузнечики и саранча нескольких видов: Locusta viridissima, Decticus verrucivorus, Acridium aegypticus, Pachytylus migratorius и др.

Кровь бралась из спинного сосуда, который перерезался в области первого брюшного сегмента. Выступающие капли желтоватой или бледнозеленой крови собирались в пипетку, увлажненную раствором щавелевокислого натра. Одно насекомое может дать 100—150 мм³ крови.

Влияние крови насекомых на реакцию $H_2CO_3 \rightleftarrows CO_2 + H_2O$ изучалось обоими методами.

Опыты по влиянию крови насекомых на реакцию дегидратации дали отрицательный результат. Никакого влияния на реакцию дегидратации кровь насекомых не оказывает.

Совершенно иной результат дало исследование крови насекомых на реакцию гидратации $CO_2$. Во всех без исключения опытах прибавление

крови насекомых сильно задерживало реакцию связывания $CO_2$. Примером может служить протокол типичного опыта (табл. 3).

Таблица 3

Влияние крови насекомых на скорость реакции гидратации

| Проба | Время реакции в сек. |
|---|---|
| Контроль | 135 |
| Кровь кузнечика, разведение 1 : 3 | 230 |
| То же | 230 |
| Контроль | 140 |

Если время реакции без добавления крови принять за 100% (контроль), то прибавление крови в разведении 1 : 3 увеличивает время реакции до 160%. Таким образом, опыты показывают, что в крови насекомых содержится какое-то вещество, которое тормозит реакцию гидратации $CO_2$, какой-то «инхибитор».

Экстракты из ткани насекомых (мышц) не влияют на скорость реакции гидратации $CO_2$.

Возникает вопрос, в чем состоит природа тормозного действия крови насекомых на реакцию гидратации $CO_2$.

Первым напрашивается предположение, что, может быть, кровь насекомых имеет щелочную реакцию и вносимый избыток ионов OH тормозит изменение окраски индикатора. Концентрация H-ионов испытуемого раствора в этом методе имеет существенное значение, так как реакция протекает тут в незабуференной среде. Принцип метода основан как раз на учете скорости изменения активной реакции после смешения растворов.

Измерения концентрации H-ионов в крови насекомых, цельной или разведенной дестиллированной водой, дали величины pH от 6.5 до 6.8 в разных опытах. pH измерялось колориметрически с универсальным индикатором Merck. Хотя точность измерения pH не превышала 0.1 pH, но для наших условий эта точность была достаточной. Ни в одном случае pH не достигала даже нейтральной точки, оставаясь всегда на кислой стороне. Таким образом, концентрация H-ионов в крови насекомых не могла быть причиной торможения изменения окраски индикаторов в наших опытах.

Кровь насекомых содержит незначительное количество форменных элементов. Но тормозящее действие принадлежит плазме крови. Если подвергнуть кровь центрифугированию, то прозрачный центрифугат, собирающийся над очень небольшим осадком форменных элементов,— плазма крови — обладает полной силой тормозного эффекта, не уступающего цельной крови.

Далее выяснилось, что инхибитор связан не с белками крови. Если развести кровь в 2—3 раза водой и подвергнуть нагреванию до кипения, то выпадает объемистый белковый осадок, легко отделяемый центрифугированием. Прозрачный, бесцветный центрифугат сохраняет всю силу тормозного действия (табл. 4).

Прозрачный, бесцветный центрифугат, отделенный от белков,— «безбелковая сыворотка крови» — выдерживает энергичное кипячение, не

теряя своего тормозного действия. Это указывает, что инхибитор, очевидно, не является ферментом.

Таблица 4

Влияние нагревания на активность инхибитора

| Проба | Время реакции в сек. |
|---|---|
| Контроль | 129 |
| » | 127 |
| Плазма крови кузнечика, разведение 1:2 | 212 |
| Контроль | 130 |
| Плазма крови в разведении 1:2 после нагревания и центрифугирования | 210 |
| Та же плазма в разведении 1:5 | 175 |

Термостабильность инхибитора очень велика. Сыворотку можно упарить на огне досуха, сухой остаток растворить в дестиллированной воде до исходного объема и снова обнаружить тормозный эффект (табл. 5).

Таблица 5

Кровь кузнечика L. viridissima. Термостабильность инхибитора

| Проба | Время реакции в сек. |
|---|---|
| Контроль | 135 |
| » | 125 |
| Безбелковый центрифугат крови (после кипячения, разведение 1:3) | 215 |
| Центрифугат крови (разведение 1:3) упарен досуха и снова растворен в воде до исходн. объема pH = 6.5 | 195 |
| Контроль | 127 |
| Раствор золы | 140 |

Но если сухой остаток крови сжечь в муфельной печи и золу растворить в воде, то зола уже не имеет тормозного действия или, в лучшем случае, имеет следы его.

Неферментативная природа тормозного агента (инхибитора) подтверждается еще тем, что он не чувствителен к действию обычных ферментативных ядов. KCN в значительной концентрации (2 мг KCN на 1 мл крови, нейтрализованной HCl до pH=6.5—6.7) не влияет на тормозное действие крови. Даже значительно меньшие концентрации KCN, как мы знаем, совершенно угнетают действие угольной ангидразы (табл. 6).

Что касается биологического значения инхибитора в крови и тканевой жидкости насекомых, то оно представляется нам в следующем виде. Благодаря инхибитору, $CO_2$, образующаяся в тканях, предохраняется от гидратации водой и перехода в трудно диффундирующие ионы $HCO_3$. Оставаясь в виде свободных газовых молекул, $CO_2$ легко и быстро находит себе доступ наружу как по трубочкам трахей, так и прямо по тка-

ням и через хитиновый покров животного. Нам кажется вероятным, что особое значение инхибитор приобретает в определенные моменты жизни

Таблица 6

Нечувствительность инхибиторов к действию цианидов

| Проба | Время реакции в сек. |
|---|---|
| Контроль | 115 |
| Кровь кузнечика, разведение 1 : 3, (pH=6.5) | 155 |
| То же | 140 |
| Контроль | 110 |
| Кровь кузнечика, разведение 1 : 3, отравлена KCN (pH = 6.5) | 155 |

насекомого, именно во время активной двигательной деятельности, при полете и т. п. В эти моменты обмен веществ, а с ним и выработка $CO_2$ увеличиваются во много раз, и может оказаться биологически важным в несколько раз ее замедлить.

Интересно было выяснить, нет ли каких-либо взаимоотношений между инхибитором крови насекомых и угольной ангидразой других животных. Для выяснения этого вопроса мы взяли животных, принадлежащих к одному типу Arthropoda: краба P. marmoratus и кузнечиков L. viridissima и Decticus sp. Водный экстракт жабр краба в разведении 1 : 50 дает отчетливое ускорение реакции гидратации. Кровь кузнечиков в разведении 1 : 3 дает приблизительно такое же торможение гидратации. Прибавляя вместе экстракт жабр краба и кровь насекомого к реагирующим растворам $CO_2$ и бикарбонатов, мы получали полный эффект ускорения от угольной ангидразы (табл. 7). Тормозный эффект крови

Таблица 7

Совместное действие угольной ангидразы и инхибитора

| Проба | Время реакции в сек. |
|---|---|
| Контроль | 140 |
| Экстракт жабр краба, разведение 1 : 50 (0.025 мл + 0.025 мл воды) | 75 |
| То же | 75 |
| Кровь кузнечика, разведение 1 : 3 (0.025 мл + 0.025 мл воды) | 230 |
| То же | 230 |
| Контроль | 140 |
| Экстракт жабр 0.025 мл + кровь кузнечика 0.025 мл | 75 |
| То же | 75 |
| Контроль | 140 |

был целиком подавлен ускоряющим эффектом фермента. Инхибитор крови насекомых тормозит реакцию гидратации $CO_2$, но не влияет на действие фермента, — в этом отличие инхибитора из крови насекомых от тормозного агента, описанного Booth в плазме позвоночных.

Таким образом, кровь (гемолимфа) насекомых выполняет своеобразную дыхательную функцию — обеспечивает сохранение $CO_2$ в виде растворенных газовых молекул и тем обеспечивает свободное выведение $CO_2$ наружу. Инхибитор крови насекомых является существенным добавлением к трахейной системе дыхания.

---

Возвращаясь снова к схеме животного мира, приведенной в начале, и к данным там характеристикам дыхательной функции у позвоночных, головоногих моллюсков, ракообразных и насекомых, можно эти характеристики расширить в отношении обмена $CO_2$ и наметить также 3 типа этого обмена:

1) Кровь содержит угольную ангидразу — позвоночные и некоторые полихеты, обладающие эритроцитами в крови;

2) Кровь не содержит угольной ангидразы, но угольная ангидраза заключена в эпителии жабр — головоногие моллюски и высшие ракообразные.

3) Кровь не содержит угольной ангидразы; мало того, она содержит специальный инхибитор, предохраняющий молекулы $CO_2$ от гидратации, — насекомые.

---

## ЛИТЕРАТУРА

Крепс, Вержбинская и Смирнов. Юбил. сб., посвящ. А. В. Палладину, 1941.
Booth. J. Physiol., 87, 41, 1936.
Brinkman. J. Physiol., 80, 171, 1933.
Brinkman, Margaria, Meldrum a. Roughton. J. Physiol., 75, 4, 1932.
Ferguson, Lewis a. Smith. J. cell. Compar. Physiol., 10, 395, 1937.
Van Goor. Enzymologia, 8, 113, 1940.
Leiner. Ztschr. vergl. Physiol., 26, 416, 1939.
Meldrum a. Roughton. J. Physiol., 75, 3, 1932; 80, 113, 1933.

---

E. M. KREPS and E. J. CHENIKAEVA. ON THE EXCHANGE OF CARBON DIOXIDE IN CRUSTACEA AND INSECTS

I. P. Pavlov Physiological Institute of the Academy of Sciences of the USSR and Karadag Station of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR

## SUMMARY

Vertebrata, Cephalopoda, Crustacea and Insecta represent the most highly organized classes of the contemporary fauna. In vertebrata blood is carrying carbon dioxide away from the tissues. The capacity of blood for carrying carbon dioxide is due in its main part to haemoglobin. In the exchange of carbon dioxide the carbonic anhydrase plays an important rôle. Both the respiratory pigment and the carbonic anhydrase are confined to red blood corpuscles.

In Crustacea as well as in Cephalopoda blood does not contain erythrocytes. The respiratory pigment haemocyanine is dissolved in the plasma. The data reported here show that in crustacean blood no carbonic anhydrase could be detected. But carbonic anhydrase was found in the gill epithelium of various species of crabs (P. marmoratus, E. spiniferus, X. hydrophylus).

A close correlation may be found between the concentration of the enzyme in the gills and the motor activity of the animal. In swift active

forms as P. marmoratus the concentration of carbonic anhydrase is much higher than in the slow sluggish X. hydrophylus.

Ferguson and al., and van Goor reported the occurrence of carbonic anhydrase in the gill extract of Cephalopod Molluscs.

The blood (haemolimph) of Insects, according to current view (Krogh) does not bear any respiratory function. The gas exchange is effected by means of tracheae. No carbonic anhydrase could be detected in the blood of Insects (various species of Orthoptera). The blood of Insects effects a pronounced inhibitory action on the reaction of hydration of carbon dioxide. The inhibitor contained in the blood of insects has no effect upon the dehydration of $H_2CO_3$. The inhibitor is termostable, it withstands intense boiling, is insensitive to the action of poisons (cyanide $NaN_3$ etc.), known to abolish ferment action, is not bound to proteins. The inhibitor is evidently no enzyme.

The biological significance of the inhibitor consists presumably in preserving carbon dioxide from hydration, i. e. from the highly diffusible $CO_2$ being transformed into the slow diffusible forms of $H_2CO_3$ and $HCO'_2$.

The inhibitor must be considered an important addendum to the tracheal mode of respiration.

---

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologiques

М. Н. КРИВОБОК

# РОСТ ГОДОВАЛОГО ЛЕЩА В ОЗ. ГЛУБОКОМ В СВЯЗИ С ПИТАНИЕМ

Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова Академии Наук СССР и Лимнологическая станция оз. Глубокого

Поступила 25.II.1941

В современной ихтиологической литературе имеется много работ, посвященных росту рыб и их питанию. Однако в большинстве случаев оба эти вопроса рассматриваются вне взаимной связи друг с другом, что не дает возможности судить о том количестве пищи, которое поедается рыбой в естественной обстановке, и о влиянии этого на ее рост. Те же немногие работы, которые проведены в этом направлении, как правило, страдают тем, что результаты лабораторных опытов без всякой поправки переносятся на рыб, обитающих в естественных водоемах.

Нами сделана попытка подойти к определению величины пищевого рациона рыбы непосредственно в естественном водоеме. В основу положен метод определения пищевого рациона, издавна применяемый в сельском хозяйстве, но в ихтиологических исследованиях описанный впервые в 1937 г. в работе Мейен, Карзинкина, Ивлева и др., а также в работе Ивлева. Этот метод основан на том принципе, что сумма азота, с одной стороны выделенного организмом с конечными продуктами белкового обмена и с экскрементами, а с другой — отложившегося в организме за время наблюдения, равна тому количеству азота, которое животное получило вместе с пищей за то же время. Зная же соотношение пищевых объектов животного, выраженное как в единицах азота, так и в весовых единицах, можно перейти от величины азотистого рациона к весу съеденной пищи.

В качестве объекта исследования нами был взят годовалый лещ оз. Глубокого. Такой выбор был сделан по следующим причинам: во-первых, лещ является важным промысловым объектом, а потому знание его рациона для нас должно быть особенно интересно; во-вторых, в озере эта возрастная группа леща была многочисленна и всегда легко добываема в нужных для опыта количествах, и, в-третьих, лещ в этот период жизни обладает настолько интенсивным ростом, что прирост в весе и в линейных размерах за отдельные двухнедельные периоды бывает отчетливо выражен.

Настоящая работа была выполнена летом 1937 г. на лимнологической станции оз. Глубокого под руководством Г. С. Карзинкина.

## Методика

Для осуществления поставленной перед нами задачи необходимо было сочетать наблюдения над питанием и ростом леща в водоеме с лабораторными опытами, которые из-за своей кратковременности не могли бы значительно изменить хода его

естественных отправлений. Для этого два раза в месяц, в промежутках между 26 мая и 11 сентября, проводился сбор материала, определялись рост, вес и питание леща; одновременно ставились опыты по азотистому балансу, и определялось количество азота, отложившегося в теле рыбы в промежуток времени между наблюдениями.

Для характеристики роста каждый раз измерялось и взвешивалось от 60 до 120 экземпляров годовалого леща, после чего полученные данные обрабатывались вариационно-статистическим методом. Для характеристики питания в эти же сроки просматривался кишечник 10—20 особей. Этого количества было вполне достаточно, так как состав пищи у отдельных особей мало изменялся. Нас интересовало количественное соотношение отдельных объектов пищи леща, поэтому обработка производилась следующим путем. Кишечник на всем своем протяжении вскрывался, а его содержимое тщательно собиралось и разбавлялось водою до объема 10—20 см³. Размешав всю эту массу так, чтобы не было отдельных слипшихся комочков, мы брали от 1 до 3 см³ этой массы и просматривали ее содержимое под лупой или микроскопом. При этом определялся не только видовой состав пищевых объектов, но и их количество, для чего все особи того или иного вида точно учитывались. Так как отдельные организмы, представленные в пище, не всегда сохранялись в целом виде, учет производился по их наиболее типичным и хорошо сохраняющимся участкам тела. Так, Chironomidae учитывались по их головам, Cladocera — по постабдомену, а Copepoda — по фуркальному сегменту.

На основании полученных таким путем данных по ряду рыб, из каждой пробы устанавливалось среднее числовое соотношение групп пищевых объектов рыбы. Для перехода от числового соотношения к соотношению, выраженному в весовых единицах и единицах азота, нами использованы как собственные данные по весу и содержанию азота в отдельных объектах, так и данные, любезно предоставленные нам М. А. Кастальской и Г. С. Карзинкиным.

Для определения количества азота конечных продуктов белкового обмена, выделяемого годовалым лещом, проводились следующие опыты. Шесть — восемь только что пойманных лещей попарно сажались в аквариум с отфильтрованной озерной водой. Первоначально мы брали по одному литру на аквариум, но в дальнейшем, по мере роста рыбы, мы довели это количество до 3 л. В качестве контроля использовался еще один аквариум с таким же количеством воды, но без рыб. Что касается температуры воды в аквариумах, то она, по возможности, удерживалась на уровне таковой в озере. Опыт длился в течение трех часов, после чего рыбы удалялись из аквариума и взвешивались, а вода анализировалась на содержание в ней азота по микрометоду Kjeldal. Трехчасовая продолжительность наблюдения была выбрана по той причине, что, как показал Карзинкин в опытах с карпом и плотвой, этот срок вполне гарантирует неизменность интенсивности выделения азотистых веществ при перенесении рыбы в новые условия. Поскольку в видовом отношении лещ очень близок к указанным породам рыб, мы приняли, что при соблюдении температурного равенства количество азота, выделенное в аквариумах, равно тому количеству азота, которое выделяется тем же лещом в естественной обстановке за тот же отрезок времени.

Так как возможно было предположить наличие суточных колебаний в выделении азота конечных продуктов, то подобные опыты с соответствующими ловами повторялись четыре раза в сутки: днем, вечером, ночью и утром.

Помимо азота конечных продуктов белкового метаболизма, в этих же опытах определялось количество азота, выделяемое рыбой в экскрементах. Для этого выделяемые опытными рыбами экскременты собирались тотчас же после их выделения и высушивались до постоянного веса. Так как количество экскрементов, выделяемое отдельными рыбами, очень мало, то от всех рыб одного и того же опыта они собирались вместе. После доведения экскрементов до постоянного веса, они измельчались и в них определялся азот по микрометоду Kjeldal. Так же как и в случае с азотом конечных продуктов белкового обмена, количество азота, выделяемое с экскрементами, вычислялось на единицу веса тела рыбы за три часа. Для определения величины азота, отложившегося в теле за время наблюдения, прежде всего определялся процент содержания азота в теле леща. Для этого 3 рыбы среднего размера высушивались до постоянного веса при температуре в 60°, измельчались в порошок и анализировались на содержание азота. Содержание азота выражалось не в абсолютных единицах, а в проценте от сухого веса рыбы. Зная величину прироста в весе за промежуток времени между наблюдениями и процент содержания азота, мы вычисляли то количество азота, которое отложилось в теле леща в промежуток между наблюдениями.

На основании полученных таким путем данных высчитывалась величина азотистого рациона, который в дальнейшем переводился на вес съеденного лещом корма.

### Увеличение длины и веса

За время с 26 мая по 11 сентября размеры годовалого леща увеличились с 7.2 до 11.4 см, а его вес с 6.0 до 27.0 г. Интенсивность весового прироста за отдельные двухнедельные периоды довольно сильно колеблется. За первые две недели вес увеличился на 11.3%. В дальнейшем интенсивность весового прироста постепенно возрастает, достигая максимума в начале июля (39.2%), после чего она снова снижается, доходя до 15.3% в сентябре.

Таблица 1

Увеличение длины и веса годовалого леща

| | 26.V 1937 | 11.VI | 26.VI | 11.VII | 26.VII | 11.VIII | 26.VIII | 11.IX | 12.VI 1938 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Длина в см | 7.26 | 7.54 | 8.13 | 8.89 | 9.56 | 10.54 | 10.92 | 11.44 | 11.44 |
| Вес в г | 6.29 | 7.00 | 8.80 | 12.25 | 16.55 | 21.28 | 23.75 | 27.37 | 26.84 |
| Прирост веса в г | — | 0.71 | 1.80 | 3.45 | 4.29 | 4.73 | 2.46 | 3.62 | — |
| То же в % | — | 11.3 | 25.7 | 39.2 | 35.0 | 28.0 | 11.6 | 15.3 | — |
| Отложение азота в теле в мг | — | 3.050 | 39.370 | 89.970 | 99.060 | 146.560 | 43.160 | 79.967 | — |

Последнее наблюдение по росту годовалого леща в 1937 г. было сделано 11 сентября, а следующее за ним произведено уже 12 июня 1938 г. За это время, т. е. за 9 мес., длина леща этой возрастной группы не увеличилась, а вес по сравнению с сентябрем 1937 г. даже несколько уменьшился.

Это говорит о том, что вегетативный период роста у глубокоозерского леща ограничивается приблизительно 4 мес. и что в течение остальных 8 мес. в году рост отсутствует. Указания на ограниченность периода роста леща в течение года можно найти у ряда авторов. Так, например, Терещенко для каспийского леща определяет период роста шестью месяцами, a Segerstral в отношении леща из финских озер говорит, что его рост ограничивается только тремя месяцами в году.

### Питание

Значительную часть пищи годовалого леща (табл. 2) составляют Chironomidae. Их количество в отдельных пробах колеблется от 25.0 до 87.0% веса съеденного лещом корма. В основном они представлены мелкими формами Tanytarsus и Ortocladinae, в меньшем количестве встречались Endochironomus, Stictochironomus, Criptochironomus и Culicoides.

Группа Cladocera по своему значению в питании леща занимает второе место, составляя в отдельных пробах от 9.7 до 54.9% веса съеденного корма. В видовом отношении наибольшее значение имела Alma quadrangularis, по весу составляющая более половины всех съеденных Cladocera. Из других видов Cladocera заслуживают упоминания Leidigia leidigia, Alma guttata, Alonella nana и Drepanotrise dentata.

Группа Copepoda, представленная Cyclops, Diatomus и Harpacticidae, по весу составляет весьма небольшую часть пищи леща, колеблясь от

1.3 до 13.0% от общего веса съеденного корма. Такую же незначительную роль в питании леща составляет группа «прочих», в которой объединены нами Ttrichoptera, Ephemeridae и Agrionidae (табл. 2).

Таблица 2

Процентное соотношение веса (сырого и сухого) и содержание азота в разных пищевых объектах леща в различные сроки

| | | 26.V | 11.VI | 26.VI | 11.VII | 28.VII | 11.VIII | 28.VIII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Chironomidae | Сырой вес . . . . . | 87.4 | 39.9 | 61.0 | 38.8 | 49.8 | 43.2 | 25.3 |
| | Сухой » . . . . . | 93.3 | 57.9 | 77.4 | 56.2 | 64.5 | 56.6 | 38.3 |
| | Содержание азота . | 91.7 | 54.8 | 73.8 | 51.8 | 58.8 | 52.9 | 38.4 |
| Cladocera | Сырой вес . . . . . | 9.7 | 51.0 | 35.4 | 52.8 | 41.4 | 31.7 | 54.8 |
| | Сухой » . . . . . | 5.1 | 35.8 | 20.4 | 35.3 | 24.7 | 19.3 | 40.5 |
| | Содержание азота . | 6.6 | 39.0 | 23.9 | 39.3 | 30.4 | 22.7 | 41.9 |
| Copepoda | Сырой вес . . . . . | 2.9 | 9.1 | 3.6 | 1.9 | 0.9 | 12.7 | 13.2 |
| | Сухой » . . . . . | 1.6 | 6.4 | 2.1 | 1.2 | 0.5 | 7.8 | 10.0 |
| | Содержание азота . | 1.7 | 6.2 | 2.3 | 1.2 | 0.6 | 8.5 | 9.8 |
| Прочие | Сырой вес . . . . . | — | — | — | 6.5 | 7.9 | 12.4 | 6.7 |
| | Сухой » . . . . . | — | — | — | 7.3 | 10.3 | 16.3 | 11.2 |
| | Содержание азота . | — | — | — | 7.5 | 10.2 | 15.9 | 9.9 |

Зная процентное содержание воды и азота в пищевом материале леща, мы можем перейти от соотношения, выраженного в единицах сырого веса, к выраженному в сухих весах, а также в единицах азота. Эти данные приведены в табл. 2. Рассматривая ее, мы видим, что процентное соотношение сырого веса разных групп пищевых объектов несколько отличается от их соотношения, выраженного в единицах сухого веса. Причиною этого является различное содержание воды в отдельных группах пищевых объектов. У Cladocera и Copepoda содержание воды значительно выше, чем у Chironomidae, Trichopterae и Ephemeridae, поэтому при пересчете на сухой вес значение Cladocera и Copepoda несколько понижается по сравнению с тем, что мы имели, учитывая их по сырому весу.

Соотношение содержания азота в отдельных группах приближается к выраженному в единицах сухого веса. Различия происходят в основном за счет того, что у ракообразных содержание азота несколько выше, чем у личинок насекомых, и это при окончательных подсчетах снова приводит к некоторому повышению значения Cladocera и Copepoda.

Сезонные изменения в питании леща происходят, главным образом, за счет колебаний в соотношении отдельных групп пищевых объектов и в меньшей степени за счет появления новых пищевых объектов. К последним относятся Trichopter, Ephemeridae и Agrionidae, которые в пище леща, и притом в весьма ограниченном количестве, начали встречаться только со второй половины лета.

Сравнивая наши данные с данными Елеонского, исследовавшего питание леща более старших возрастов из того же озера, можно сказать, что состав пищи, за немногим исключением, остается одним и тем же, а по мере роста рыбы изменяется лишь соотношение отдельных групп пищевых объектов. В пище взрослых рыб заметно увеличивается количество Chironomidae; чаще встречаются Trichoptera и Ephemeridae, кото-

рые, как уже было сказано, у молодых рыб представлены в ограниченном количестве. В качестве нового компонента пищи взрослого леща появляются Tubificidae. Что касается Cladocera, то они хотя и представлены в меньшем количестве, но все же продолжают составлять неотъемлемую часть пищи взрослых рыб. Суточный ход питания годовалого леща в летние месяцы (июнь — июль) носит явно выраженный одновершинный характер. Максимум приходится на ночное время, когда общий индекс наполнения кишечника в среднем равен 250, достигая в отдельных случаях 320. Затем степень наполнения кишечника постепенно снижается, будучи равной утром 175, а днем — 141. Во второй половине дня — с 15 до 18 час. — питание совершенно прекращается, и просмотренные нами в это время кишечники совершенно не содержат пищи.

Воробьев в отношении суточного хода питания леща Азовского моря дает несколько иную картину. По его данным, у неполовозрелого леща в летнее время наблюдается два максимума, из которых один приходится на утренние, а другой на вечерние часы; эти максимумы отделены друг от друга периодами более пониженного, но не прекращающегося питания.

## Азот конечных продуктов белкового обмена

Суточные изменения выделения азота конечных продуктов белкового обмена у леща выражены очень неясно и в отдельных пробах совершенно не обнаруживаются. Если взять средние величины по всем пробам, то, как видно из табл. 3, можно наметить два максимума выделения, из которых один приходится на ночные, а другой на дневные часы, и отделенных друг от друга периодами более пониженного выделения азота в утренние и вечерние часы. Размеры этих колебаний весьма незначительны, и разница между максимальным выделением в ночное время и следующим за ним минимальным в утренние часы выражается величиною 0.015 мг, или 3.8% от общего количества азота, выделяемого за сутки, что фактически укладывается в пределах возможной ошибки.

По характеру суточного выделения азота конечных продуктов лещ отличается от карпа. Ивлев, экспериментируя с годовалым карпом, говорит о «ярко выраженном суточном ритме выделения азота конечных продуктов белкового обмена с максимальной интенсивностью в дневные часы и минимальной — ночью».

Таблица 3

Суточный ход выделения азота на единицу веса тела (в мг за 3 часа)

| | Ночь | Утро | День | Вечер |
|---|---|---|---|---|
| Азот конечных продуктов белкового обмена | 0.113 | 0.098 | 0.11 | 0.103 |
| Азот экскрементов | 0.01 | 0.006 | 0.004 | 0.002 |

В первой пробе от 26 мая количество азота, выделяемого с конечными продуктами белкового обмена, было минимальным, но уже через две недели, т. е. 11 июня, оно достигает своих максимальных размеров, а именно 0.129 мг на 1 г веса тела. На таком высоком уровне оно удерживается с незначительными колебаниями до середины июля, после чего

начинает постепенно снижаться, и в последней пробе от 26 августа оно приближается к тем минимальным величинам, которые отмечались в самом начале наших наблюдений. Можно считать, что сезонный ход выделения азота конечных продуктов белкового обмена в общих чертах совпадает с кривой температуры воды, однако в деталях наблюдаются довольно значительные расхождения.

Knauthe, на основании своих опытов с карпом, показал, что, помимо температуры, на количество азота конечных продуктов белкового обмена, выделяемого рыбой, влияет также состав корма. При кормлении карпа легко перевариваемой белковой пищей, при которой можно не принимать во внимание энергии, затрачиваемой на пищеварительную деятельность, происходит повышение обмена веществ на 30%. Пища, богатая целлюлозой и бедная белком, вызывает повышение обмена на 50 и более процентов, а пища, содержащая белок и одновременно много целлюлозы или хитина, повышает обмен на 100%. У высших животных это явление служило предметом многочисленных исследований, и Rubner дал ему специальное название «специфически динамического действия». Подобное явление наблюдалось и у исследуемого нами леща.

Если сопоставить количество выделяемого лещом азота конечных продуктов белкового обмена с количеством поедаемого им планктона (Cladocera), то для первых пяти проб получается полное совпадение. Оно выражается в том, что увеличение процента содержания Cladocera в пище вызывает соответственное увеличение выделения азота конечных продуктов обмена. Для последних двух проб такого соответствия не наблюдается, что может быть отнесено за счет происшедшего в это время резкого понижения температуры воды.

При сопоставлении количества выделяемого рыбой азота с количеством поедаемых ею Chironomidae получается картина, обратная той, которая наблюдалась в отношении Cladocera, а именно, чем бо̀льший процент пищи составляют Chironomidae, тем меньше выделяется азота в конечных продуктах белкового обмена. Эта обратная зависимость хорошо выражена на всем протяжении опытов, за исключением последней пробы, где такого совпадения не наблюдается.

### Азот экскрементов

Количество азота, выделяемое лещом в экскрементах, составляет в среднем немного меньше 4% количества азота, выделяемого в конечных продуктах белкового обмена.

Суточный характер выделения азота экскрементов выражен очень резко (табл. 3). Максимум приходится здесь на ночные часы, когда в среднем выделяется около 46.5% суточного количества азота экскрементов. Затем это количество постепенно снижается, достигая минимума к вечеру следующего дня, когда выделяется только 6.6% азота. Таким образом, при сопоставлении кривой суточного хода выделения азота экскрементов с кривой суточного хода наполнения кишечника обе кривые совпадают.

Если сравнить количество азота экскрементов, выделяемое в среднем по отдельным пробам, то мы имеем приблизительно ту же картину, что и в отношении азота конечных продуктов белкового обмена. В первой пробе от 26.V оно было ничтожно, затем быстро возрастает, достигая своего максимума в 3-й пробе от 26.VI, после чего идет на снижение, спускаясь в последних пробах опять до минимальных размеров (табл. 4).

Таблица 4

Сезонный ход выделения азота конечных продуктов обмена и экскрементов на единицу веса тела в мг за 3 часа

| | I 26.V | II 11.VII | III 26.VII | IV 11.VII | V 26.VII | VI 11.VIII | VII 26.VIII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Азот конечных продуктов обмена | 0.083 | 0.129 | 0.124 | 0.126 | 0.113 | 0.116 | 0.085 |
| Азот экскрементов . . . | 0.007 | 0.009 | 0.022 | 0.005 | 0.006 | 0.002 | 0.002 |
| Температура воды . . . . | 17.1 | 21.7 | 23.5 | 21.3 | 20.5 | 21.6 | 18.8 |

## Азот, отложившийся в теле рыбы

Процент содержания воды и азота в теле рыбы в отдельных пробах колеблется в весьма незначительных пределах. Содержание воды изменялось от 77.7 до 79.5%, а содержание азота, которое вычислялось по отношению к сухому весу тела, от 11.2 до 11.7%. В отношении прироста азота можно сказать то же, что и в отношении прироста веса. Как видно из табл. 1, прирост азота в первых пробах был весьма незначительным, но затем он быстро увеличивается, достигая максимума в июле, после чего снова идет на понижение.

## Азотистый баланс леща

Таким образом, мы получаем все три составные части азотистого баланса леща, суточный ход которого в течение лета представлен в табл. 5. При ее рассмотрении видно, что абсолютные величины азотистого баланса с мая по 11 августа непрерывно возрастают, увеличиваясь по сравнению со своим первоначальным размером приблизительно в 6 раз. В конце августа величина азотистого баланса заметно снижается, что, повидимому, связано с происшедшим в это время резким падением температуры воды.

Таблица 5

Азотистый баланс леща

| | | 26.V | 11.VI | 26.VI | 11.VIII | 26.VII | 11.VIII | 26.VIII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Азот, отложенный в теле | % | 4.0 | 15.1 | 29.4 | 32.9 | 32.9 | 23.4 | 19.7 |
| | мг | 0.190 | 1.368 | 4.311 | 6.301 | 7.923 | 6.120 | 3.972 |
| Азот конечных продуктов обмена | % | 88.6 | 79.4 | 59.7 | 64.5 | 62.5 | 75.6 | 78.9 |
| | мг | 4.176 | 7.224 | 8.749 | 12.328 | 15.045 | 19.824 | 15.921 |
| Азот экскрементов | % | 7.4 | 5.5 | 10.9 | 2.6 | 4.6 | 1.0 | 1.4 |
| | мг | 0.352 | 0.504 | 1.600 | 0.490 | 1.107 | 0.264 | 0.279 |
| Общий азотистый баланс | % | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| | мг | 4.718 | 9.096 | 14.660 | 19.119 | 24.075 | 26.208 | 20.172 |

Первая проба от 26.V, с одной стороны, характеризуется очень слабым ростом леща, а с другой — усиленным выделением азота конечных продуктов обмена, количество которого по отношению к общей величине азотистого баланса составляет 88.6%. Последующие пробы характеризуются увеличением интенсивности процесса обмена, главным образом, за счет той его части, которая связана с ростом. В июле количество азота, откладываемого в теле, достигает максимальных пределов, составляя 32.9%, а количество азота, выделяемого с конечными продуктами обмена, снижается до 62.5% от общей величины азотистого баланса. В дальнейшем интенсивность роста, а вместе с тем и количество азота, откладываемого в теле, снова снижается до 19.7% в последней пробе.

Азот экскрементов по отношению к общему азотистому балансу составляет весьма незначительную часть и не превышает 10.9% его величины. Однако количество азота, выделенное в экскрементах последних двух проб, надо признать явно преуменьшенным. Это объясняется тем, что экскременты распались в аквариумах раньше, чем были оттуда извлечены, что не дало возможности собрать их с достаточной полнотой. Содержание азота в этих не извлеченных из воды остатках экскрементов было определено вместе с азотом конечных продуктов белкового обмена. Это несколько изменило соотношение этих двух элементов, но общая величина азотистого баланса от этого не нарушилась.

### Пищевые рационы и кормовые коэффициенты леща

Чтобы высчитать количество азота, потребленное рыбой вместе с кормом за отрезок времени между двумя наблюдениями, мы умножали определенную нами величину суточного азотистого баланса на число дней между этими наблюдениями. Разбив общее количество азота, потребленного лещом вместе с пищей, пропорционально соотношениям азота в основных группах кормовых объектов (табл. 1), мы получаем возможность выразить рацион леща в весовых единицах. Мы узнаем, таким образом, какое количество азота потребила рыба с той или иной группой корма за время наблюдения.

Далее, зная количество азота, выраженное в процентах от сухого веса для каждой группы пищевых объектов, мы можем выразить количество пищи, потребленное лещом, в единицах сухого веса, а от этого последнего точно таким же путем перейти к сырому весу съеденного корма.

В результате всех этих расчетов мы вычислили, какое количество пищи потребила рыба за период наших исследований.

Рассматривая соответственные данные (табл. 6), мы видим, что интенсивность питания в течение лета не остается одинаковой, а испытывает значительные колебания. Суточный рацион, выраженный в процентах от веса тела, в мае составляет 4.8%, в дальнейшем он быстро возрастает, достигая своего максимума в конце июня и в начале июля, будучи равен в это время 10.0%, а затем снова начинает падать и в конце августа снижается до 6.3%. В общем сезонный ход изменения величины пищевого рациона довольно хорошо совпадает с ходом кривой температуры воды, за исключением предпоследней пробы, где эта согласованность несколько нарушается. Всего за весь исследованный нами период с 19.V по 3.IX вес съеденной лещом пищи был в 8.71 раза более веса тела рыбы.

Количество корма, затрачиваемого организмом на увеличение своего веса на одну весовую единицу (кормовой коэффициент), также сильно

Таблица 6

Суточные пищевые рационы леща

| | 19.V — 3.VI | 4.VI — 18.VI | 19.VI — 3.VII | 4.VII — 18.VII | 19.VII — 3.VIII | 4.VIII — 18.VIII | 19.VIII — 3.IX |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Средний вес рыбы в г. . | 6.290 | 7.00 | 8.800 | 12.255 | 16.550 | 21.285 | 23.750 |
| Суточный рацион в г. . | 0.269 | 0.607 | 0.882 | 1.227 | 1.529 | 1.673 | 1.432 |
| Суточный рацион в % от веса тела | 4.3 | 8.7 | 10.0 | 10.0 | 9.2 | 7.8 | 6.0 |
| Средняя температура воды . . . . . | 17.1 | 20.7 | 23.5 | 21.3 | 20.5 | 21.6 | 18.8 |

колеблется (табл. 7). В мае, когда температура воды в озере была очень низкой и когда рост рыбы еще только начинался, он был максимальным и равнялся 12.1. В конце июня и начале июля он спускается до 4.7, а к осени снова увеличивается до 6.5. В общем можно сказать, что сезонный ход изменения величины кормового коэффициента обратен таковому пищевого рациона.

Таблица 7

Кормовые коэффициенты леща

| | 19.V— 3.VI | 4.VI— 18.VI | 19.VI— 3.VII | 4.VII— 18.VII | 19.VII— 3.VIII | 4.VIII— 18.VIII | 19.VIII— 3.IX | В среднем за сезон |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Весовой прирост тела леща в г . . . | 0.355 | 1.255 | 2.627 | 3.874 | 4.514 | 3.600 | 3.543 | 19.76 |
| Съедено корма в г | 4.310 | 9.079 | 13.237 | 18.414 | 24.463 | 25.103 | 22.911 | 117.52 |
| Кормовой коэффициент . . . . . . | 12.1 | 7.3 | 5.0 | 4.7 | 5.4 | 7.0 | 6.5 | 5.9 |

В заключение попробуем вычислить то количество пищи, которое съедается лещом оз. Глубокого в возрасте от одного до двух лет в течение одного года.

Можно принять, что более или менее интенсивное питание леща начинается с 1 мая и прекращается к 1 октября. Далее, допуская явное преувеличение, мы принимаем, что интенсивность питания леща в первой половине мая равна таковой во второй его половине, а интенсивность питания в течение сентября равна таковой во второй половине августа.

Что касается периода с 1 октября по 1 мая, то он почти целиком совпадает с периодом, в течение которого озеро покрыто льдом, а температура воды не повышается выше 4° С. В это время года прирост в весе отсутствует, и съеденная пища идет только на поддержание жизненных процессов. Как известно, согласно закону ван-Гоффа, при изменении температуры среды на 10° интенсивность процесса соответственно изменяется в два или три раза. Таким образом, если во вторую половину августа при температуре воды в 18° на процессы обмена, не связанные с ростом, расходуется лещом 18.4 г корма, то при температуре в 4.0° С будет съедаться за месяц не более 7.0 г, а за весь период с

I.X по I.V будет съедено 49.0 г. В результате мы получаем следующие количества пищи, съедаемые лещом за отдельные периоды:

| | | | |
|---|---|---|---|
| С 1 по 18 мая | 4.84 г, или | | 76.9% |
| » 19 мая по 3 сентября | 119.84 » | » | 871.0 |
| » 3 по 30 сентября | 40.63 » | » | 171.0 |
| » 1 октября по 1 ноября | 49.00 » | » | 206.3 |
| Всего за год | 214.31 г, или | | 1 325.2% |

Приводимые цифры показывают, что лещ оз. Глубокого в возрасте от одного до двух лет за год съедает 214.31 г пищи (что по отношению к его весу составляет 1325.2%), увеличиваясь за это время в размерах с 7.26 до 11.44 см и в весе с 6.23 до 26.82 г.

Таким образом, сочетание непосредственного наблюдения над питанием и ростом леща в водоеме с лабораторными опытами позволило нам не только определить величину его пищевого рациона, но и установить связь между количеством потребленного корма и его ростом.

Использованный нами метод, конечно, не лишен ряда недостатков, к которым также относится его чрезвычайная трудоемкость, что не позволяет применить его в широких масштабах, но зато полученные данные дают нам непосредственное представление о том количестве пищи, которое потребляется рыбой в естественной обстановке.

## Выводы

1. Пища годовалого леща оз. Глубокого по своему видовому составу ничем не отличается от пищи одновозрастных лещей из других пресноводных водоемов. В основном, она состоит из мелких личинок Chironomidae и Cladocera. Значительно меньшее значение в качестве объектов питания имеют Copepoda, Trichoptera и Ephemeridae.

2. Суточный ход питания леща в конце июня и начале июля носит одновершинный характер. Максимальная интенсивность питания приходится на ночные часы. В дальнейшем интенсивность питания постепенно понижается, и питание полностью прекращается к 15—18 час. следующего дня.

3. В 1937 г. рост леща начался в мае и окончился в сентябре. За это время его линейные размеры (до основания хвостового плавника) увеличились с 7.26 до 11.44 см, а вес с 6.29 до 26.8 г. Интенсивность весового прироста за двухнедельные периоды возрастала с 11.3% в начале июня до 39.2% в середине июля, после чего снова снизилась до 11.6% в начале сентября.

4. Интенсивность выделения азота конечных продуктов белкового обмена была минимальной в конце мая. Через две недели она достигла своих максимальных пределов и на этом уровне с незначительными колебаниями сохранилась до 11 августа, после чего снова резко упала.

5. Видовой состав пищи леща влияет на количество азота, выделяемое с конечными продуктами белкового обмена. В тех случаях, когда в пище леща было много Cladocera и мало личинок Chironomidae, количество выделяемого рыбой азота повышалось. Наоборот, при увеличении количества личинок Chironomidae за счет Cladocera количество выделяемого азота снижалось.

6. Суточный ход выделения азота экскрементов, так же как и суточный ход питания, носит одновершинный характер, с максимумом ночью и минимумом днем. В конце мая количество азота, выделенное с экскрементами, было ничтожным. Затем оно быстро возросло, достигнув своего максимума в конце июня, после чего снова постепенно начало снижаться.

7. Содержание азота в теле леща, выраженное в процентах к его сухому весу, колеблется от 11.2 до 11.7%. Интенсивность азотистого прироста тела рыбы по отношению к общей величине азотистого баланса составляла в мае 4.0%, в июле 32.9%, а в августе спустилась до 19.7%.

8. Суточный пищевой рацион леща в течение сезона не остается одинаковым. В мае он был нормальным, равняясь 4.3 от веса тела. Затем он быстро увеличивался, достигнув в июле своих максимальных размеров — 10.0%, а в конце августа снова уменьшился до 6.0%.

9. Сезонный характер изменения величины кормового коэффициента обратен таковому пищевого рациона. В мае кормовой коэффициент был равен 12.1, в июле он спустился до минимальных размеров, а именно до 4.7, после чего снова увеличился.

10. Можно приблизительно высчитать количество пищи, потребляемое годовалым лещом за год, которое, по нашим данным, равно 214,3 г. или 1325.2% веса тела, что обеспечивает увеличение размеров рыбы с 7.26 до 11.4 см и ее веса с 6.29 до 6.8 г.

---

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев В. П. Тр. Азовско-Черноморск. инст. рыбн. хоз., в. 2, 1938.
Елеонский А. Н. Рус. гидробиолог. журн., № 9—10, 1922.
Ивлев В. С. Зоолог. журн., XVIII, в. 2, 1939.
Мейен В. А., Карзинкин Г. С., Ивлев В. С., Липин А. Н. и Шеина М. П. Зоолог. журн., XVI, в. 2, 1937.
Терещенко. Тр. Астрах. ихтиолог. лабор., IV, в. 2, 1917.
Knauthe. Die Karpfenzucht, 1901.
Segerstal. Acta Zoologica fennica, № 13—14, 1932.

---

## M. N. KRIVOBOK. THE GROWTH OF THE ONE YEAR OLD BREAM IN LAKE GLUBOKOE AS INFLUENCED BY NUTRITION

In the present work the author made an attempt to determine the value of the ration of fishes under natural conditions by combining laboratory experiments with direct observations of the feeding and growth of fishes. The method applied was that widely used in farming and based upon the principle that the amount of nitrogen contained in the food consumed within the period of observation must be equal to the sum total of nitrogen both discharged by the animal with excrements and final products of protein metabolism, and stored in its organism within the same period of time.

With this aim in view data on the growth and feeding of the bream were collected twice a month within the period from 26.V to 11.IX. Along with this there were carried out experiments on nitrogen exchange and measurements of nitrogen increment. The work was done at the Limnological station of lake Glubokoe in summer 1937; as an object served one year old bream cought in this lake.

Examinations of the food of one year old bream from lake Glubokoe have shown that in its specific composition it does not differ from the food usually consumed by breams of the same age in other fresh-water reservoirs. It was found to consist largely of small Chironomidae and Cladocera among which prevailed forms dwelling near the banks. Of secondary importance are Copepoda, Trichoptera, Ephemeridae. The ratio of these components is shown in table 1 both in weight units and per cent of nitrogen.

In the course of observation the linear dimensions of the bream increase from 7.26 cm to 11.44 cm, while the weight augmented from 6.29 g to 26.8 g. The intensity of increase by weight for separate fortnight periods grew from 11.3 per cent in the beginning of May to 39.2 per cent in the middle of July, after which it showed a drop to 11.6 per cent in the beginning of September.

To determine the quantities of nitrogen eliminated with the final products of protein metabolism and excrements experiments were made on freshly cought fishes. The intensity of elimination of nitrogen with final products of protein exchange was found to fluctuate considerably during summer. It is strongly affected both with the temperature of water and the specific composition of food. Thus, e. g. the increase of the number of Cladocera brought about an appreciable intensification of the discharge of nitrogen of the final exchange products. The amount of nitrogen eliminated with excrement was determined in the same fishes that were used for experiments on nitrogen exchange.

Nitrogen content in the body of the bream, expressed in per cent to dry weight, varied during summer from 11.2 to 11.7 per cent. The intensity of nitrogen increment in the organism with respect to the total magnitude of nitrogen balance made 4.0 per cent in May, 39.2 in July, dropping in August as low as 19.7 per cent (see table 5).

Knowing the amount of nitrogen eliminated by the fish with excrements and with the final products of protein metabolism, on the one hand, and the amount of nitrogen stored in its body during the time of observation, we are able to compute the magnitude of its nitrogen ration, and hence to obtain the weight of the food consumed. The results obtained make it evident that the 24 hour ration of the bream is subject to variation during the summer period. In May it was at its minimum, making up only 4.3 per cent to body weight. Later on it increases rapidly, reaching its maximum value in July, while by the end of August they drop again as low as 6.0 per cent. As to the food coefficient, in May it was equal to 12.1, while in July it fell to its maximum value, i. e. 4.7, after which it increases again.

The work carried out by the author makes it possible to compute approximately the amount of food consumed by the bream during a year; according to the data obtained, it makes up 214.3 g, or 1325.2 per cent to body weight. This quantity of food guarantees in increase in size from 7.26 to 11.44 cm, along with an increase by weight from 6.29 to 26.3 g.

---

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1942 Classe des sciences biologique

А. П. СУШКИНА

# ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕРНОСПИНКИ (CASPIALOSA KESSLERI) В РАЙОНЕ САРАТОВА

Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Поступила 17.VII.1941

Настоящая работа является продолжением наших исследований питания молоди проходных сельдей в р. Волге, производившихся в 1937 и 1938 гг. В результате этих исследований было получено представление об экологии питания личинок сельди и о суточном ритме интенсивности питания; на основании исследований в естественных и экспериментальных условиях установлена величина суточного рациона для личинок различных возрастных групп и количество пищи, потребное для выращивания личинок до стадии малька. Обработка суточных серий показала, что количество планктонных организмов в местах выкармливания личинок в течение суток сильно колеблется в связи с суточным ритмом питания планктоноядных рыб, а также с миграциями планктонных организмов и рыб.

Задачей настоящей работы являлось выяснение тех же вопросов по отношению к более взрослой группе молоди проходных сельдей, от 25 мм и до предельных размеров, встречавшихся нам, т. е., примерно, до 50 мм.

Кроме того, мы предполагали в более совершенной обстановке повторить ряд экспериментов с разными возрастными группами личинок для установления их рационов в проточном аквариуме и для выяснения влияния, оказываемого накоплением продуктов обмена в последнем, на рост и выживание личинок.

## Материал и методика

Исследование сеголетков в естественных условиях и сбор материала производились там же, где и в 1938 г., — в затоне Чечоры, в 7 км выше Саратова, с половины июня до половины сентября. Опыты ставились на Саратовской рыбохозяйственной станции.

В начале работы, в течение всего хода сельди, производились многократные ловы плавными сетями с целью поимки текучих особей. Но, несмотря на то, что было произведено более 50 таких ловов в различные часы суток (главным образом на закате и на рассвете) и текучих самцов попадалось очень много, текучей самки не было поймано ни одной, хотя многие из них, повидимому, метали икру в самой сетке (первая порция икринок была совершенно прозрачной) или должны были начать метать икру в самое ближайшее время.

Попытка выкормить личинок, выведенных из икры, пойманной в реке, не увенчалась успехом, хотя свободные эмбрионы помещались в различные условия: в проточную и в непроточную дехлорированную водопроводную воду или в речную воду, с песком или без песка на дне сосудов. В качестве корма им давались инфузории, культивируемые на молочном растворе или сенном настое, а также прудовой планк-

тон, состоящий из инфузорий и коловраток. Как и в предыдущие годы, личинки гибли через 10—15 дней после выклевывания и дольше всего, как и в 1938 г., жили в сосудах, куда прибавлялся сенной настой с инфузориями.

Поэтому наши исследования базировались на личинках и сеголетках, пойманных в реке. На первых порах мы столкнулись с неожиданным препятствием: личинки, и особенно сеголетки, совершенно не переносили поимки, перевозки и пересадки в аквариумы; они гибли менее чем через сутки после поимки, несмотря на то, что мы применяли ту же методику лова, что и в 1938 г. (к концу сетки привязывалась большая стеклянная банка, и ловы делались возможно более короткими), когда личинки прекрасно жили в неволе в течение многих месяцев.

Только после того как были приняты меры, чтобы личинки по возможности меньше соприкасались с поверхностью сетки и испытывали как можно меньше толчков, для чего мотня мальковой волокуши была укорочена до 75 см, был убран тайник и в качестве коллектора вставлено в нее большое коническое ведро, — личинки стали прекрасно переносить лов, и отход при поимке достиг минимальных размеров.

Другим препятствием явилось то, что они гибли в аквариумах с оцинкованным дном. Этого мы избегали, окрашивая дно аквариума или покрывая его слоем песка.

Личинки и молодь сельди содержались в большом цементном бассейне в одной из лабораторий Саратовской рыбохозяйственной станции и в нескольких больших аквариумах, помещавшихся в лаборатории и в саду. Все аквариумы и бассейны имели постоянно проточную воду, которая дехлорировалась, проходя через сосуды с активированным углем. Наблюдение за личинками производилось в небольших аквариумах-ширмах, которые также были устроены проточными.

Кормом для подопытного материала служил планктон из прудов, состоящий в основном из Moina rectirostris Leyd. и различных видов циклопов.

Ловы для изучения содержимого желудков производились, как и в 1938 г., мальковой волокушей, на мелких местах забродом, а на глубинах — плавными сетями, причем одно крыло большей частью привязывалось к длинной веревке и тянулось по берегу, другое же спускалось с лодки. Ловы производились суточными сериями — через каждые 2 часа — у поверхности и у дна и сопровождались сбором планктона, для чего употреблялся батометр системы Богорова, емкостью 25 л, со стенками из газа № 64. Нами обработано свыше 300 желудков, при этом каждый экземпляр взвешивался на торсионных или аналитических весах. При обработке особое внимание было обращено на определение видовой принадлежности мальков сельди, для чего были использованы определительные таблицы, составленные А. И. Дехтеревой. Все без исключения мальки и личинки, определенные нами (около 400 шт.), оказались черноспинками. Поэтому мы с большой долей уверенности весь материал, бывший в наших руках в этом году, считаем молодью черноспинки.

Количественная обработка планктона производилась научным сотрудником кафедры гидробиологии Московского института рыбной промышленности Н. А. Березиной.

## Экспериментальные исследования

Установление рациона на основании подсчета количества заглатываний.

Одной из задач настоящей работы явилось повторение в лабораторных условиях прошлогодних исследований по установлению суточного рациона личинок сельди на основании подсчета количества заглатываний пищи.[1]

Нами было произведено 13 суточных наблюдений над личинками II, III и IV возрастных групп[2] и над сеголетками сельди. Более совершенные, чем в 1938 г., условия наблюдений в аквариумах-ширмах дали возможность, при благоприятном освещении, видеть пищевые объекты в момент заглатывания, причем мы установили, что личинка или сеголеток

[1] Как мы сообщали в предыдущей работе, момент заглатывания пищи у личинки сельди отчетливо виден. Поэтому, подсчитав количество заглатываний и помножив это количество на средний вес пищевого объекта, можно установить суточный рацион личинки.

[2] Личинок черноспинки мы делим на 4 возрастные группы: I — личинки с эмбриональным плавником (возраст 5—15 дней, длина — 8.5 мм); II — личинки с развивающимися спинным и анальным плавниками (15—25 дней, длина 9—15.5 мм); III — личинки с появляющимися брюшными плавниками (25—40 дней, длина 16—21.5 мм) и IV — личинки с дифференцирующимся желудком (свыше 40 дней, длина 22 мм).

бросаются на добычу, находящуюся не более чем в 3—4 мм от конца их рыла по прямому направлению.

Кроме того, крупные личинки IV возрастной группы и сеголетки могут быстрым, почти незаметным движением, без предварительного прицеливания, схватывать добычу, случайно оказавшуюся в непосредственной к ним близости, а также, быстро проплывая вдоль ярко освещенных стенок аквариума, у которых концентрируются планктонные организмы, собирать их, быстро открывая и закрывая рот, может быть по несколько штук одновременно.

Таким образом, подсчет количества заглоченных организмов для личинок IV возрастной группы и сеголетков должен дать преуменьшенный результат (табл. 1), и этот метод для установления суточного рациона у старших групп нужно считать непригодным.

Поскольку, вследствие постоянной проточности, в наших аквариумах не должно было происходить накопления продуктов обмена, понижающих жизнедеятельность организма, можно было ожидать, что интенсивность питания, а следовательно, и рацион в аквариальных условиях в этом году будут выше, чем в 1938 г., когда опыты ставились в непроточных аквариумах. Действительно, количество заглоченных организмов в опытах этого года выше, чем в 1938 г. (табл. 1), хотя мы имеем числа того же порядка и рацион в проточных аквариумах все же значительно ниже, чем в природных условиях.

Таблица 1

Суточный рацион сельди в аквариуме

| Возрастная группа | Колич. заглатываний | | Средний вес пищевого объекта в мг[1] | Суточный рацион в мг | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1938 г. | 1939 г. | | 1938 г. | 1939 г. |
| II . . . . . . . . | 117.5 | 236.7 | 0.0185 | 2.17 | 4.38 |
| III . . . . . . . . | 271.9 | 305.3 | 0.0329 | 8.95 | 10.04 |
| IV . . . . . . . . | 211.7 | 226.0 | 0.1121 | 23.76 | 25.33 |

[1] Средний вес пищевого объекта для каждой возрастной группы вычислен на основании наших сборов 1937 и 1938 гг. и взят из нашей предыдущей работы.

Мы видим, что, как и в 1938 г., наибольшая интенсивность питания констатирована для III возрастной группы. Наибольшее расхождение имеет место у II группы: это объясняется, повидимому, несколько сниженными данными 1938 г. вследствие малого объема материала по II возрастной группе, о чем мы упоминали в свое время. Меньшая интенсивность питания у II группы по сравнению с III, как мы уже говорили в предыдущей работе, может быть объяснена тем, что в этом возрасте происходит закладка ряда органов и резкая смена состава пищи.

Уменьшение количества заглатываемых объектов у IV возрастной группы, очевидно, является лишь кажущимся, вследствие недостаточности этого метода для старших возрастов, на что мы указали выше.

### Суточный рацион и ритм питания при искусственном освещении

Наши наблюдения 1938 г. показали, что личинки сельди при поимке добычи руководствуются зрением и что при искусственном освещении они и ночью не прекращают питания. Интересно было выяснить, какое влияние окажет круглосуточное освещение на суточный

рацион и суточный ритм питания. Было проведено несколько суточных серий наблюдений над личинками II возрастной группы, давших сходные результаты и показавших, что суточный рацион при постоянном освещении увеличивается почти вдвое: при естественном освещении личинка II возрастной группы делает 236.7 заглатывания, и суточный рацион ее равен 7.91 мг. Весьма близкие результаты — примерное удвоение рациона при искусственном освещении — получены проф. Г. С. Карзинкиным на молоди белорыбицы, также питающейся планктоном.

Очевидно, при искусственном выращивании планктонных рыб для усиления их роста будет целесообразно давать им ночное освещение, хотя этот вопрос требует дальнейших исследований. Интересно, что, по данным Карзинкина, на рацион рыб донного питания, не руководствующихся зрением при поимке добычи (молодь севрюги), круглосуточное освещение не оказывает никакого влияния.

Обратившись к суточному ритму питания при искусственном освещении, мы видим (рис. 1), что двухвершинность суточной кривой в боль-

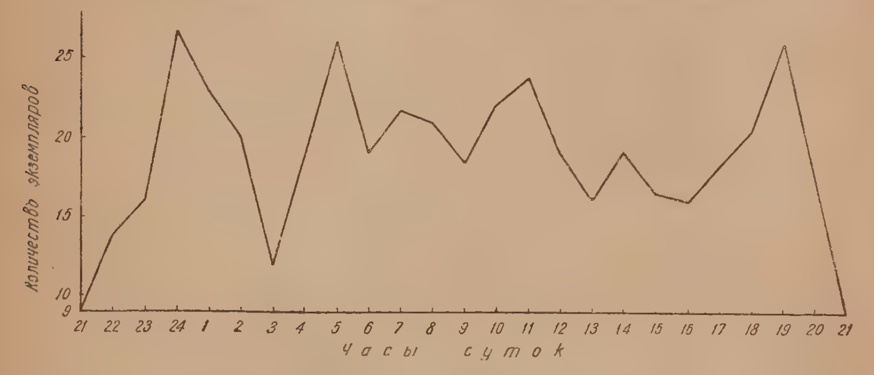



Рис. 1. Суточный ритм питания личинок сельди при круглосуточном освещении

шей или меньшей степени теряется, причем, соответственно примерному удвоению рациона, намечается тенденция к четырехвершинности. Как правило, сохраняется вечерний максимум в 18—20 час. и глубокий минимум после него, но затем появляется ночной максимум, сменяющийся неизменным минимумом в 3 часа утра. Около 5 час. имеет место новый подъем, дневное же питание довольно равномерно, хотя, как правило, заметен максимум в 10—11 час., а затем понижение перед вечерним максимумом. Наиболее стойкими можно считать 4 максимума: в 0.5, 11 и 19 час., с понижениями между ними продолжительностью от 5 до 8 час. (хотя иногда имеют место и добавочные максимумы). Повидимому, отчасти сохраняется ритм, выработанный в естественных условиях: личинка прекращает питание в привычные сроки, но, почувствовав голод, снова начинает питаться, давая промежуточные максимумы.

Личинки, помещенные после более или менее длительного пребывания в искусственном освещении в естественную обстановку (аквариум в саду), немедленно возвратились к прежнему рациону, но ритм питания у них продолжает оставаться неправильным, за исключением ночного интервала, и двухвершинность часто была выражена неясно. Однако, проведя несколько суточных наблюдений с параллельным измерением силы освещения аквариума при помощи фотоэлемента, мы нашли причины этих колебаний. Оказалось, что освещение аквариума, стоявшего в тени

деревьев, изменялось чрезвычайно резко и неравномерно, в зависимости от положения солнца и облачности, и вершины кривых питания почти всегда совпадали с максимумами кривых силы света (рис. 2 и 3).

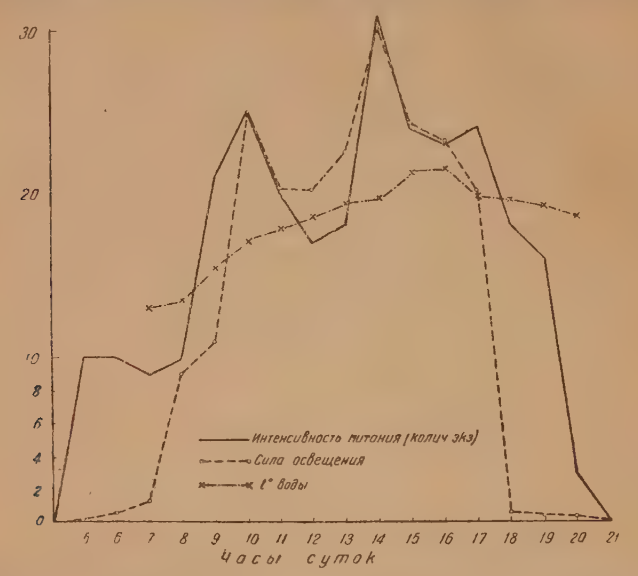



Рис. 2. Связь интенсивности питания с силой освещения (интенсивность питания в количестве экземпляров, сила освещения в количестве делений гальванометра и температура даны в одном масштабе)

Однако нужно отметить, что высокие утренние и вечерние, обычные две вершины кривой питания, как правило, не имеют повторения на кривой освещения и зависят, очевидно, от какой-то другой, нам еще не известной причины.

Колебания температуры, по крайней мере в тех пределах, какие имели место в наших опытах (11—23° C), играют, несомненно, меньшую роль в изменении интенсивности питания, чем изменения силы света (рис. 2 и 3).

## Суточный ритм дыхания личинок сельди, потребление кислорода и выделение азота

Параллельно исследованиям суточного ритма питания молоди сельди, научный сотрудник нашего института Р. В. Крымова, по нашему предложению, продолжила свои наблюдения над суточным ритмом дыхания личинок сельди. Опыты производились в респирационном приборе Krogh, что имело огромные преимущества перед прошлогодней методикой, так как можно было вести параллельные опыты в строго однородных условиях, и, кроме того, личинки находились постоянно в проточной воде. В течение суток бралось 8 проб, через каждые 3 часа, и кислород в них определялся по микрометоду Winkler.

Опыты велись в условиях весьма умеренного освещения, личинки в течение опыта не питались.

Результаты, как и следовало ожидать, оказались сходными с прошлогодними, т. е. суточная кривая дыхания сельди всех возрастов имела

две вершины, утреннюю и вечернюю, что соответствует суточному ритму питания (рис. 4).

Нарушения двухвершинности, как в опытах с питанием при кругло-

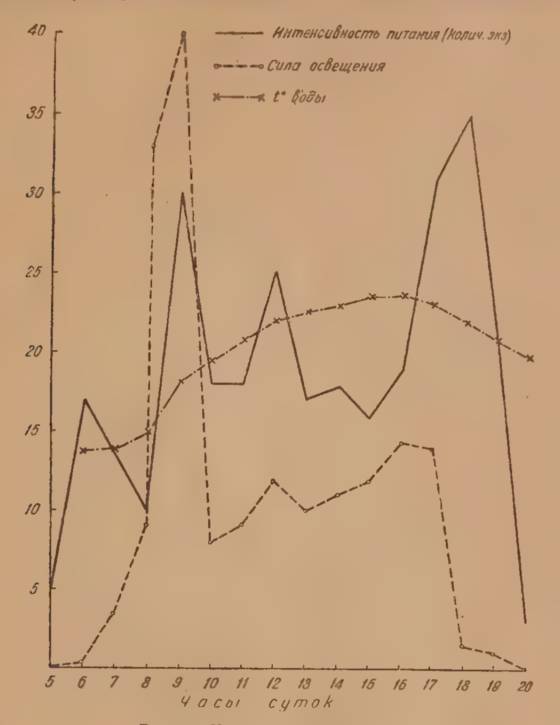



Рис. 3. То же, что на рис. 2

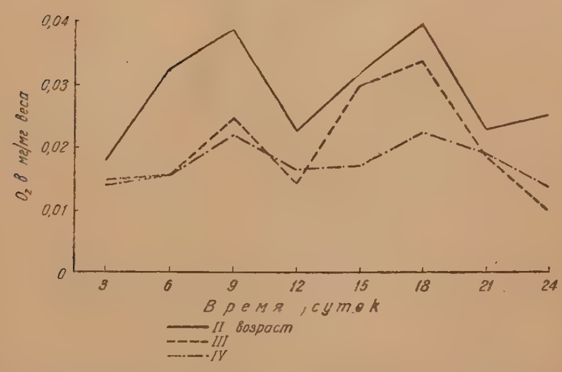



Рис. 4. Суточный ритм дыхания личинок сельди (по Крымовой)

суточном освещении, здесь не произошло, так как личинки, находясь в равномерном затемнении и без пищи, не имели стимулов для выхода из установившегося ритма.

Абсолютное потребление кислорода личинками сельди видно из табл. 2.

Таблица 2

Потребление кислорода личинками сельди в мг в час на 1 г живого веса

| Возрастная группа | Возраст в днях | Потребление кислорода |
|---|---|---|
| II . . . . | 15—25 | 1.333 |
| III . . . . | 25—40 | 0.875 |
| IV . . . . | 40 и выше | 0.750 |

Нами были также поставлены опыты для выяснения количества азота в экскрементах и конечных продуктах белкового обмена, выделяемых личинками сельди. По нашим данным, личинка сельди в возрасте около 40 дней выделяет в среднем 0.260 мг азота на 1 г живого веса в час. Если сопоставить наши данные с данными Свиренко относительно потребления кислорода молодью белорыбицы и данными Кривобок по азотистому обмену молоди севрюги, то мы видим, что обмен у молоди сельди протекает интенсивнее, чем у севрюги тех же возрастных групп.

### Влияние накопления продуктов обмена на рост и выживание личинок

Чтобы уяснить, как влияет накопление продуктов обмена на рост и выживание личинок, мы проделали следующий опыт. Большой аквариум, емкостью в 25 ведер, был разделен на 3 отсека перегородками, затянутыми мельничным газом, чтобы личинки и корм не могли проникнуть из одного отсека в другой, вода же протекала бы без задержки. В 1-й отсек поступала, со скоростью 6 л в час, дехлорированная вода, проходила через 2-й отсек и вытекала из 3-го. В каждый отсек было помещено по 100 личинок сельди одинакового размера, снабжавшихся в течение всего опыта одинаковым количеством корма. Средняя длина была равна 16.23 мм, а вес 12.1 мг.

Таблица 3

Опыт с влиянием накопления продуктов обмена на рост личинок сельди

| День от начала опыта | Отсек | Колич. личинок в отсеке | Колич. личинок, взятых для измерения | Средняя длина в мм | Средний вес в мг | $O_2$ в мг на 1 л | $CO_2$ в мг на 1 л | Азот в мг на 1 л | Интенсивн. питания (кол. экз., заглочени. в единицу времени) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 10 | I | 95 | 17 | 18.37 | 37.5 | 4.99 | 1.209 | 1.375 | 41 |
| | II | 80 | 17 | 17.76 | 22.43 | 3.36 | 1.480 | 1.545 | 21 |
| | III | 69 | 16 | 17.73 | 16.79 | 2.59 | 1.743 | 1.675 | 13 |
| 15 | I | 70 | 8 | 20.4 | 47.13 | 5.79 | 1.209 | 1.480 | 45.5 |
| | II | 53 | 2 | 18.20 | 24.5 | 4.42 | 13.16 | — | 33.9 |
| | III | 38 | 14 | 16.93 | 17.13 | 3.52 | 1.560 | 1.750 | 28.0 |
| 25 | I | 40 | — | 22.97 | 82.50 | 6.56 | 1.087 | 1.160 | — |
| | II | 125 | — | 20.64 | 42.93 | 5.86 | 1.274 | — | — |
| | III | 2 | — | 16.0 | 14.75 | 5.12 | 1.487 | 1.440 | — |

Периодически из каждого отсека брались пробы на кислород, углекислоту и азот, а также личинки для определения среднего роста и сырого веса, и учитывалось примерное количество личинок, оставшихся в отсеках.

Табл. 3 дает представление о ходе опыта. Температура в течение всего опыта была около 18°.

## Питание сеголетков черноспинки

(Исследования в естественных условиях)

Как мы уже указывали, одной из основных задач нашей работы в этом году являлось изучение питания сеголетков сельди и определение их суточного рациона.

Опыт воспитания молоди сельди в аквариальных условиях показал, что молодь проходной сельди является объектом чрезвычайно неблагоприятным для экспериментальных исследований вследствие того, что плохо переносит пересадки, даже самые осторожные, часто, по непонятным причинам, отказывается от еды, не может нормально жить и питаться в сосудах малой емкости. Выяснив, как сильно влияют аквариальные условия на рост и упитанность личинок, мы при изучении питания мальков сельди базировались, в основном, на материале, взятом из природных условий, и лишь в случае крайней необходимости прибегали к аквариальным данным.

Было сделано четыре суточных серии сборов молоди сельди для изучения пищи. Пробы брались через каждые два часа, сопровождаясь количественным ловом планктона.

В нашем распоряжении были сеголетки от 25 до 50 мм. Для удобства исследования мы разбили их по размерам на 3 группы следующим образом:

| Длина в мм | Средн. вес в мг |
|---|---|
| 25—30 | 161.9 |
| 31—40 | 401.1 |
| 41—50 | 917.75 |

Всего, как мы уже говорили, было обработано около 300 сеголетков, причем наиболее значительной оказалась средняя группа.

## Суточный ритм питания молоди черноспинки

Изучение содержимого кишечников сеголетков черноспинки показывает, что суточный ритм их питания весьма сходен с таковым личинок (рис. 5); на кривой мы видим те же две вершины с более высоким вечерним максимумом; ночной минимум запаздывает и сдвигается на утро вследствие относительной медленности прохождения пищи у более взрослой молоди сельди.

Спыт воспитания молоди сельди в аквариальных условиях показал, меняться. Во время одной из суточных серий нам удалось наблюдать, какое сильное влияние оказывает ветер на интенсивность питания сеголетков и на распределение планктона (рис. 6). Суточная серия опыта была начата при тихой погоде, и мы видим естественное постепенное падение кривой до обычного минимума в 4—6 час., но на рассвете поднялся ветер, доходивший до 6—7 баллов и продолжавшийся непрерывно до 14 час., после чего он упал так же резко, как и начался; в результате на кривой нет дневного максимума, но зато вечерний очень резок и значительно выше нормы. Аналогичная картина наблюдается и на кри-

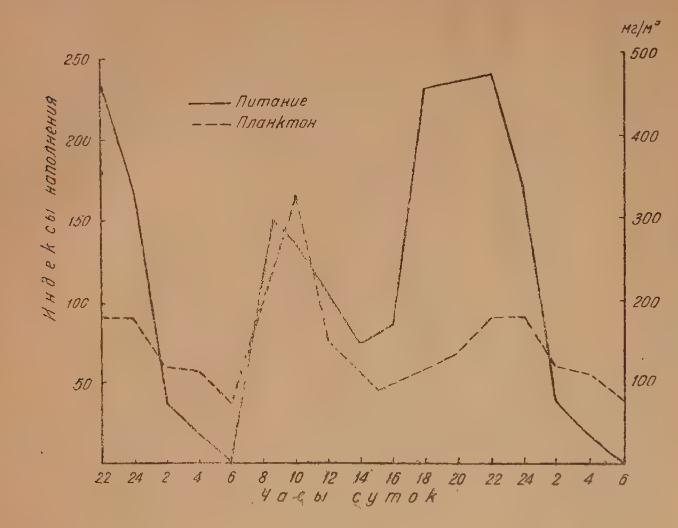



Рис. 5. Суточный ритм питания сеголетков черноспинки и колебания концентрации планктона в природных условиях

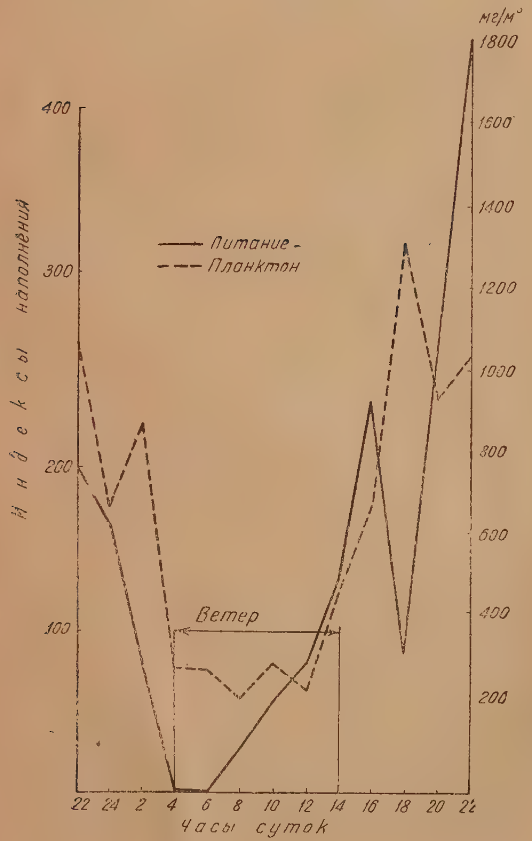



Рис. 6. Влияние ветра на изменение интенсивности питания и концентраций планктона

вой концентрации планктона. Очевидно, во время шторма бо̀льшая часть планктонных организмов спустилась в придонные слои воды и не могла быть захвачена батометром.

В предыдущей работе мы указывали на значительные суточные колебания концентрации планктона, причем отмечали, что суточный ход их почти противоположен суточным колебаниям интенсивности питания. Рис. 5 и 6, действительно, показывают, что концентрация планктона испытывает значительные колебания, но, в данном случае, ход колебаний одинаков с кривой питания. Однако, если кривые биомассы планктона и содержимого желудков составить на разных горизонтах и для разных пищевых объектов, то картина несколько изменится. Для примера приводим кривые концентрации Copepoda и их потребления на глубине, примерно, 4 м (рис. 7), и мы видим, что вершины сильно смещаются, давая иногда почти зеркальное изображение.

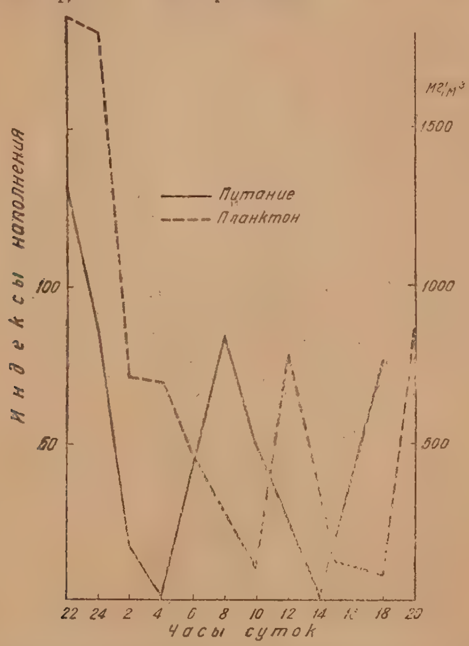



Рис. 7. Сопоставление суточных колебаний количества в питании сеголетков и в планктоне на основании глубинных проб

Несомненно, кривая колебаний концентрации планктона является сложной функцией целого ряда причин: съедания части его, суточных миграций, которые могут быть различными у различных групп организмов, метеорологических условий (ветер) и т. д., и детальный анализ ее требует еще длительных исследований.

### Суточный рацион молоди черноспинки в природе

Для определения суточного рациона сеголетков черноспинки считаем возможным воспользоваться формулой Bajkow: $D=A\,\frac{24}{n}$, где $D$ — рацион, $A$ — средний вес пищи в желудке и $n$ — продолжительность пере-

варивания (для личинок мы полагаем эту формулу непригодной, о чем подробно говорили в предыдущей работе, предлагая особую формулу). Продолжительность переваривания, т. е. время, потребное для эвакуации данной порции пищи из желудка в кишечник, определялось нами путем вскрытия мальков через определенное время после поимки, а у более молодых экземпляров, сохранивших некоторую прозрачность,— непосредственно.

Наибольшее затруднение, естественно, встречалось при установлении прохождения первой порции, особенно вследствие того, что мы не располагали большим количеством живого материала для вскрытий.

У самой мелкой группы — 25—30 мм, вместо продолжительности переваривания, была определена продолжительность прохождения пищи через пищеварительный тракт по методу, описанному в предыдущей работе на основании учета заглатываний пищи и выхода экскрементов.

Мы полагаем, что допускаемая при этом ошибка не велика, тем более что у части представителей этой группы желудок был еще недостаточно дифференцирован и при анализе приходилось учитывать все содержимое пищеварительного тракта.

Нужно сказать, что продолжительность переваривания сильно изменяется в зависимости от температуры, и в холодные осенние ночи желудки у наиболее крупных экземпляров практически никогда не освобождались, и первые утренние порции пищи поступали, когда в пилорическом отделе еще сохранялись остатки пищи, съеденной накануне. У средней группы (31—40 мм) продолжительность переваривания, в зависимости от температуры, колебалась от 3 час. 33 мин. при 23° до 6 час. 05 мин. при 12°.

В итоге, при средней температуре 18—19°, средняя скорость переваривания для каждой группы такова:

| Группа | Скорость |
|---|---|
| 25—30 мм | 3 ч. 30 м. |
| 31—40 » | 4 » 05 » |
| 41—50 » | 4 » 35 » |

Средний вес содержимого желудков определен на основании вскрытий молоди, собранной в 1939 г.

Общий ход вычисления рациона виден из табл. 4.

Таблица 4

Суточный рацион сеголетков черноспинки в природе

| Мальки | | Средний вес пищи в мг | Продолж. перевар.[1] | Суточный рацион в мг | Суточное потребление в % |
|---|---|---|---|---|---|
| длина в мм | вес в мг | | | | |
| 25—30 | 161.9 | 2.63 | 3 ч. 30 м. | 18.03 | 11.14 |
| 31—40 | 401.1 | 7.16 | 4 » — » | 42.96 | 10.75 |
| 41—50 | 917.75 | 21.40 | 4 » 30 » | 114.13 | 12.44 |

[1] Минуты округлены для простоты подсчета.

Вычисленный суточный рацион оказался весьма низким — ниже, чем рацион для IV возрастной группы, который, по нашим прошлогодним данным, для природных условий был равен 63.14 мг. Соответственно этому и суточное потребление пищи, т. е. процентное отношение веса съеденной за сутки пищи к весу рыбы, тоже оказалось ненормально

низким; эти величины были бы удовлетворительны для взрослой рыбы, но не для молодого растущего организма.

Однако объяснение этого явления мы находим, рассмотрев состав пищи молоди сельди в 1939 г. и сравнив его с составом пищи старшей, IV возрастной группы личинок сельди в 1938 г. и с изменением состава биомассы планктона за это же время.

**Связь питания молоди сельди с изменениями состава и биомассы планктона**

Если проследить изменение состава пищи личинок IV группы и молоди сельди за 1937, 1938 и 1939 гг. (табл. 5), то увидим, что происходит постепенное уменьшение значения в пище Copepoda и непланктонных организмов (личинок Chironomidae и др.) и увеличение роли менее ценных в кормовом отношении Cladocera.

Таблица 5

Изменение состава пищи молоди сельди с 1937 по 1939 г. (в % по весу)

| Год | Copepoda | Непланктон. организм | Cladocera |
|---|---|---|---|
| 1937 . . | 52.48 | 35.56 | 11.95 |
| 1938 . . | 71.43 | — | 28.57 |
| 1939 . . | 41.03 | 5.30 | 53.67 |

Для выяснения причины такого изменения обратимся к рассмотрению состояния биомасы планктона и соотношения его компонентов в местах выкорма молоди сельди, в нашем случае в затоне Чечоры, за те же годы (табл. 6 и рис. 8).

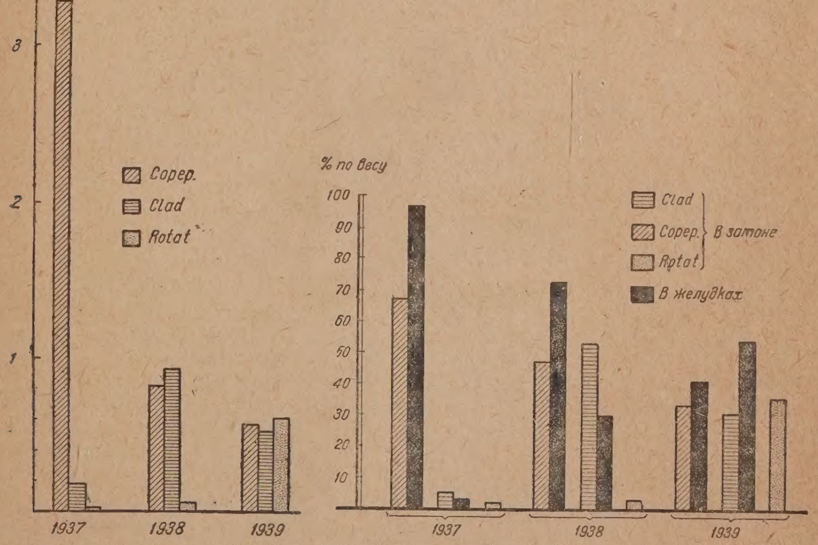



Рис. 8. Изменение состава и биомассы планктона в затоне Чечоры с 1937 до 1939 г. (в г на 1 м³)

Рис. 9. Соотношение отдельных компонентов питания в пище и в планктоне (в % по весу)

Таблица 6

Биомасса планктона в затоне Чечоры за 1937—1939 гг. (в г на 1 м³)

| Год | Copepoda | Cladocera | Rotatoria | Всего |
|---|---|---|---|---|
| 1937 . . | 3.277 | 0.180 | 0.011 | 3.468 |
| 1938 . . | 0.808 | 0.924 | 0.048 | 1.780 |
| 1939 . . | 0.558 | 0.517 | 0.596 | 1.672 |

Мы видим здесь, как в течение этих лет неуклонно уменьшается абсолютное и относительное значение наиболее ценного в пищевом отношении компонента планктона Copepoda и увеличивается значение менее ценных компонентов. В 1939 г. мы наблюдаем огромное увеличение числа Rotatoria, биомасса которых превысила биомассу и Copepoda и Cladocera, в то время как в пищевом отношении ценность их ничтожна и заметную роль они играют лишь в питании самых ранних стадий

При столь низкой биомассе концентрация Copepoda, очевидно, становится недостаточной для полного удовлетворения пищевых потребностей молоди сельди. Не будучи в состоянии поймать достаточное количество этих подвижных рачков, они обращаются к менее подвижным, но зато и менее ценным в пищевом отношении (Бокова) и хуже усвояемым (Карзинкин).

Рис. 9 показывает, что в 1939 г. отбор пищи идет в сторону Cladocera: процент их в желудках выше, чем в планктоне, тогда как в предыдущие годы наблюдалось обратное.

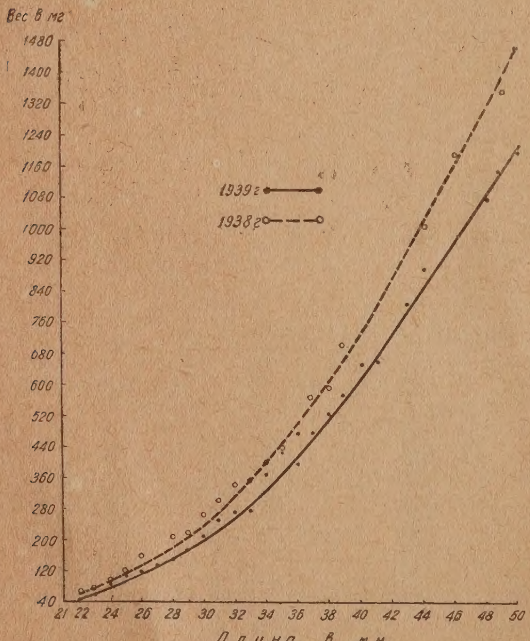



Рис. 10. Корреляция длины и веса у молоди черноспинки в 1938 и 1939 гг.

Мы говорили еще в прошлом году, что молодь сельди при свободном выборе явно предпочитает Copepoda остальным кормовым объектам. Cladocera являются для них вынужденным кормом; они едят его, повидимому, неохотно, следствием чего и является низкое суточное потребление пищи.

Это, естественно, вызывает предположение, что рост и упитанность молоди сельди в 1939 г. окажутся худшими, чем в предыдущие годы. И, действительно, сравнив наши материалы с материалами Бараненковой за 1938 г. по этому же затону, мы видим, что, при той же длине, вес наших сеголетков отстает, что особенно заметно на более крупных экземплярах (рис. 10).

Говорить об общем отставании роста на основании саратовского материала трудно, так как мы имеем дело с проходными рыбами и состав молоди сельди как в реке, так и в затоне постоянно меняется. Но с большой долей уверенности можем предположить, что рост и упитанность сеголетков черноспинки, собранных в конце своего ската в низовьях и в дельте Волги, должны быть ниже, чем в предыдущие годы.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить благодарность Г. С. Карзинкину за многочисленные ценные советы и указания, А. И. Дехтеревой за указания при определении сеголетков и моим помощникам Р. В. Крымовой и Н. А. Гордиенко.

## Выводы

1. Методика определения суточного рациона по подсчету количества заглатываний пригодна лишь для ранних возрастов личинок сельди. Начиная с IV возрастной группы, способ поимки добычи несколько меняется, и момент захватывания пищи часто становится незаметным для глаза.

2. Суточный рацион личинок сельди в аквариумах близок к прошлогоднему, но несколько выше благодаря проточности аквариумов.

3. При круглосуточном освещении рацион личинок сельди, как и других планктоноядных рыб (белорыбица, по Г. С. Карзинкину), увеличивается почти вдвое. На рацион рыб, не руководствующихся зрением при ловле добычи (севрюга), круглосуточное освещение не оказывает влияния.

4. Суточный ритм питания при круглосуточном освещении имеет тенденцию к четырем максимумам вместо двух.

5. При изменчивом освещении (в тени деревьев) колебания интенсивности питания близки к колебаниям освещения.

6. Исследования поглощения кислорода и выделения азота показывают, что интенсивность обмена у молоди сельди выше, чем у молоди севрюги тех же возрастных групп.

7. В природе питание сеголетков черноспинки имеет тот же суточный ритм, что и личинок.

8. Метеорологические условия (сильный ветер) могут совершенно сбить ритм питания.

9. Концентрация планктонных организмов сильно колеблется в течение суток, в связи с ритмом питания планктоноядных рыб и с миграциями планктонных организмов.

10. Состав планктона с 1937 до 1939 г. изменяется в сторону уменьшения ценных в пищевом отношении компонентов (Copepoda) и увеличения малоценных (Rotatoria).

11. В связи с этим уменьшается суточное потребление пищи сеголетками черноспинки и ухудшается ее качество.

12. Естественным следствием этого является меньшая упитанность сеголетков черноспинки в районе Саратова по сравнению с 1938 г.

---

ЛИТЕРАТУРА

Бараненкова А. М. Наблюдения над экологией молоди сельдевых в Чечорском затоне р. Волги в районе г. Саратова. Дисс. (ВНИРО) 1939.
Бокова Е. Н. Потребление и усвоение пищи воблой. Дисс. (ВНИРО), 1939.
Дехтерева А. И. Тр. ВНИРО, 1940.
Карзинкин Г. С. Тр. Лимнолог. станции в Косине, № 20, 1935; Питание и дыхание молоди белорыбицы (рукопись ВНИРО), 1940.
Кривобок М. Н. Тр. Саратовской станции ВНИРО (в печати).
Крымова В. В. Суточный ритм дыхания личинок черноспинки. Рукопись. 1939.
Свиренко Е. Г. Дыхание и питание молоди Acipenser stellatus. Рукопись. 1940.
Сушкина А. П. Зоолог. журн., XVIII, в. 2, 1930; Тр. ВНИРО, 1940.
Bajkow. Transact. Amer. Fish. Soc., 65, N° 9, 10, 11, 1935.
Ivlev V. S. Ztschi. f. Fischerei, 32, H. 4, 1935.

---

## A. P. SUSHKINA. FEEDING OF ONE YEAR OLD OF CASPIALOSA KESSLERI IN THE REGION OF SARATOV

All Union Institute of Marine Fishery and Oceanography

SUMMARY

1. The method of determining the 24 hour ration according to the number of swallows is suited only for early age groups of larvae. Beginning with the IV group, the way of catching the prey becomes somewhat different so that the very moment of grasping the food often escapes observation.

2. The 24 hour ration of herring-larvae in aquaria approaches that of the last year fishes, though with some excess due to the running water in the aquarium.

3. In the case of continuous 24 hour illumination, the ration of herring-larvae, as well as of other fishes feeding on plankton (white fish, according to G. S. Karzinkin) becomes most its double. The fishes which when preying are not guided by sight (sturgeon), the ration is not influenced by continuous illumination.

4. The 24 hour rhythm of feeding under continuous illumination tends to show 4 maxima instead of two.

5. With varying illumination (in the shade of trees) the fluctuation of intensity of feeding runs nearly parallel to that of illumination.

6. The investigation of oxygen absorption and nitrogen emission have shown that the intensity of exchange in the young of herring is higher than in the respective age groups of sturgeon.

7. Under natural conditions the feeding of one year old Caspialosa Kessleri shows the same 24 hour rhythm as that of larvae.

8. Meteorological conditions (strong wind) are apt to completely disturb the rhythm of feeding.

9. The concentration of planktonic organisms is subject to considerable fluctuations in the course of a 24 hour day, which stands in relation with the rhythm of feeding of fishes feeding on plankton and with migrations of planktonic organisms.

10. Within the period from 1937 to 1939 the composition of plankton shows a decrease in nutritive components (Copepoda) along with an increase in poorly nutritive one (Rotatoria).

11. This results in a reduced 24 hour food consumption by the one year old of Caspialosa Kessleri and in a worse quality of the latter.

12. As a natural consequence, the one year old of Caspialosa Kessleri in the region of Saratov are less weel-fed a compared to 1938.

---